

# FLORA

## ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON  
DR. O. RENNER  
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 29. BAND  
DER GANZEN REIHE 129. BAND

4. HEFT

MIT 30 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAF.

Nachlaß von Prof. N. Malte



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1935

Flora. N. F. Band 29

Heft 4

S. 347–422, Jena, 20. 8. 1935

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
RUDLOFF, C. F. und STUBBE, H., Mutationsversuche mit <i>Oenothera Hookeri</i> . Mit 14 Abbildungen im Text . . . . .	347—362
GRIESINGER, RUDOLF, Zytologische und experimentelle Untersuchungen an <i>Erophila verna</i> . Mit 8 Abbildungen im Text und 2 Tafeln	363—379
MEYER, FRITZ JÜRGEN, Über die Anatomie und die morphologische Natur der Bandblätter der Alismataceen. Mit 7 Abbildungen im Text	380—415
BÜNNING, ERWIN, Über den Restitutionsvorgang bei der seismonastischen Erregung. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	416—422
Bandtitel und Inhaltsverzeichnis.	

---

Die „*Flora*“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Hefen. Je 4 Hefen bilden einen Band. Im Jahre 1935 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Versassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: *Journ. of Genetics* 22, 335—357 (1930).

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

---

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neue Veröffentlichung

## Pflanzenforschung

Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem

Sobien erschien:

### Heft 18.

# Das Genus *Cosmocladium*

Von

Dr. J. Heimans, Amsterdam

Mit 8 Tafeln

III, 132 S. gr. 8° 1935 Rmk 11.—

Inhalt: 1. Kritik der Arten. 2. Die Verbindungsstränge. 3. Der Aufbau der Kolonie. 4. Systematische und geographische Übersicht. / Literaturverzeichnis.

Die systematische Übersicht und die Artbestimmung ist sowohl bei den größeren Gattungen der Süßwasseralgen (*Cosmarium*, *Staurastrum*, *Closterium*) als auch bei den kleineren und kleinsten Genera verwickelt und schwierig. Die Arbeitskraft eines einzelnen Menschen vermag das Gesamtgebiet nicht mehr kritisch zu erfassen, und es ist unbedingt notwendig, daß sachkundige Spezialisten sich der monographischen Bearbeitung einzelner Genera oder Subgenera widmen. Die Arbeit von Heimans ist ein Beispiel einer solchen Monographie. Die Gattung *Cosmocladium* ist nur klein und unbedeutend, und die Herbeischaffung des Materials aus allen Erdteilen war mit großen Schwierigkeiten verbunden. Die kritische Besprechung der bisher aufgestellten Arten hat mehrfach zu überraschenden Resultaten geführt, so daß der Verfasser die überlieferten Angaben über das Genus *Cosmocladium* überall hat umstoßen müssen.



## Mutationsversuche mit *Oenothera Hookeri*.

Von C. F. Rudloff und H. Stubbe.

Mit 14 Abbildungen im Text.

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung, Müncheberg i. d. Mark.

### 1. Einleitung.

Bei einer Reihe von Pflanzen (*Antirrhinum*, Gerste, Mais, *Nicotiana*) ist es gelungen, durch Behandlung mit chemischen und physikalischen Agentien in verschiedenen Entwicklungsstadien die Mutationsrate wesentlich zu erhöhen. Dadurch haben sich, wie beispielsweise bei *Antirrhinum*, neue Möglichkeiten für die genetische Analyse dieser Versuchspflanzen eröffnet. Auch in der Chromosomentopographie, insbesondere wiederum bei *Antirrhinum*, konnten durch das Auftreten von sehr vielen, meist bequem zu analysierenden neuen Genen, wesentliche Fortschritte erzielt werden.

Wenn wir vor einigen Jahren begonnen haben, auch bei *Oenothera* experimentell Mutationen auszulösen, so geschah das nicht allein deswegen, um bei dieser Pflanze eine eingehende genetische Analyse durchzuführen und damit eventuelle Grundlagen für die Aufstellung einer Chromosomenkarte zu schaffen; uns interessierte vor allem die Frage, ob es möglich sein würde, durch Behandlung mit Röntgenstrahlen im Laufe der Zeit aus einer isogamen homozygotischen Form Komplexheterozygoten oder wenigstens Stufen dahin experimentell hervorzubringen.

Bekanntlich hat ja die Translokationshypothese die Möglichkeit eröffnet, auch die Entstehung der ringbildenden *Oenotheren* zu verstehen. Es wird nach ihr angenommen, daß sich diese aus homozygotischen, paarebildenden Formen entwickelt haben. Durch eine sukzessive Verwechslung (Terminus nach Renner, 1933, S. 236) von Enden nicht-homologer Chromosomen sollen im Laufe der geschichtlichen Entwicklung die Vorbedingungen für die Ringbildung geschaffen worden sein. Das Auftreten oder das Wirksamwerden von Letalfaktoren soll

dabei die Konstanz der neuen Formen garantiert haben, indem sie die homozygotische Verwirklichung der Komplexe verhinderten (vgl. Blakeslee und Cleland, 1930, S. 180). Zur Verifizierung der Translokationshypothese und der aus ihr entwickelten Konsequenzen diente die homozygotische *Oenothera Hookeri* als Grundlage. Man will damit keineswegs sagen, daß *O. Hookeri* als die Ausgangsform der *Biennis*-Gruppe anzusehen ist. Immerhin besteht aber die Möglichkeit, daß *O. Hookeri* der Ausgangskomplex für einige andere gewesen sein kann, die am Aufbau der gegenwärtig vorhandenen heterogamen Arten beteiligt sind.

Diese Erwägung und dazu die Tatsache, daß die spontane Homozygote *O. Hookeri* recht konstant zu sein scheint, haben uns bestimmt, unsere Versuche an dieser Art durchzuführen.

### Methodik.

Die Versuche wurden mit einer sehr einheitlichen Herkunft von *Oenothera Hookeri* im Sommer des Jahres 1931 durchgeführt, die seit dem Jahre 1929 durch Selbstbestäubung in Müncheberg vermehrt wird und die aus der Speziessammlung von Herrn Professor O. Renner in Jena stammt. Bestrahlt wurde mit einer einzigen Strahlenqualität, die mit einem Coolinan-Halbwellenapparat (Fabrikat Sanitas) in wassergekühlter Müller-Media-Röhre erzeugt wurde. Es wurde eine Spannung von 60 kV gewählt, bei 6 mA Stromstärke, 1 mm Aluminiumfilter und 20 cm Fokusobjektabstand. Innerhalb des Spannungsbereiches wurde eine geringe Staffelung der Dosen vorgenommen, um den Reaktionsbereich des Objektes abzutasten. Die Höhe der Dosen ist auf den Tabellen I und II angegeben.

Die Pollen wurden vor der Bestrahlung in feinsten Verteilung auf einen Pergaminblättchen ausgebreitet und zur Vermeidung von Rückstreuung auf einem mit Mullgaze überzogenen, nur an den Kanten aufgestützten Holzrahmen gelagert, der sich im gewünschten Abstand vom Fokus und in ca. 1 m Abstand vom Fußboden befand. Mit diesem Pollen wurden kurz nach der Bestrahlung unbehandelte, kastrierte und gebeutelte Blüten bestäubt.

## 2. Die Wirkung der Pollenbehandlung auf die $F_1$ -Generation.

Die  $F_1$ -Samen wurden nach bewährter Methode auf feuchtem Fließpapier ausgelegt, von dort in Keimschalen pikiert und dann vor dem Auspflanzen noch einmal in Pikierkästen umgesetzt. Der Samenanatz je Kapsel war im allgemeinen niedrig. Neue Pollenbestrahlungen, die im Jahre 1933 mit einer Dosis von 3000 r durchgeführt wurden, ergaben noch geringeren Ansatz, so daß Dosen von 2000—3000 r als maximale Dosen für den Pollen von *O. Hookeri* gelten müssen. Die Keimung der Samen war außerordentlich schlecht. Die Tab. I vermittelt die Keimprozente im einzelnen.



Schon beim Auspflanzen wurde eine erhebliche Zahl von Abweichern gefunden. Nach ihrem Phänotyp lassen sich diese in bestimmte Gruppen teilen. Es waren Zwerge, Schmalblattpflanzen, Kümmerlinge und schließlich noch eine Gruppe anderer Abweicher zu unterscheiden. Über die Häufigkeit des Auftretens dieser Varianten gibt Tab. I ein Bild. Eine Beziehung der Dosis zur Variantenzahl ist nur insofern zu erkennen,

**Tabelle I.**

Wirkung der Pollenbestrahlung auf die  $F_1$ -Generation bei *Oe. Hookeri*.

Dosis r	Samen	ge- keimt	%	beob- achtet	Vari- anten	%	Zwer- ge	Schmal- blatt	Küm- mer- linge	An- dere
750 r....	1018	243	23,87	222	1	0,44	—	1	—	—
1500 r....	998	398	39,87	337	26	7,71	3	3	5	15
2500 r....	1765	301	17,05	247	43	17,40	9	19	5	10

als bei hohen Dosen die Rate der Variationen schnell anzusteigen scheint. Es soll auf Einzelheiten nicht eingegangen, sondern lediglich eine kurze Beschreibung der wesentlichsten Formen jeder Gruppe gegeben werden.

### **Zwerge.**

Die Gruppe der Zwerge ist recht wenig einheitlich. Neben dem zwerghaften, meist stark gestauchten Wuchs zeigen die Pflanzen oft Abnormitäten verschiedenster Art (s. Fig. 1). Ihre Blätter sind häufig schmal, am Rande gewellt, hin und wieder in den Spreiten unregelmäßig ausgebildet, typisch farb- und formdefekt im Sinne der Phytokarzinome E. Steins und mit starken, oft unregelmäßig geformten Zacken am Rande versehen. Der Anthokyan-gehalt in Blättern und Kelchen schwankt. Der Farbstoff kann völlig fehlen oder auch kräftiger als bei normalen Pflanzen ausgebildet sein. Die Blüten sind meist klein und zierlich, gelegentlich in den einzelnen Petalen leicht zerfasert. Die Fertilität ist in beiden Geschlechtern erheblich vermindert. Hin und wieder wurden Pflanzen gefunden, die niemals Infloreszenzen ausbilden, wurden sie jedoch angelegt, so war der größte Teil der Pflanze in beiden Geschlechtern steril.



Fig. 1. Halbzweig der  $F_1$ -Gen. Gestauchter Wuchs, Blüten nur in geringer Zahl, steril.

Es ist deshalb heute noch schwer, Aussagen über die genetische Natur der Zwerge zu machen. Einige weniger stark deformierte Formen ergaben nach Selbstung eine ganz normale Nachkommenschaft, sie erwiesen sich damit als Modifikationen, oder, was einer eingehenden histologischen Untersuchung bedürfte, als Chimären der obersten Zellschichten.

### Schmalblattpflanzen.

Schmalblattpflanzen wurden in der  $F_1$ -Generation sehr häufig angetroffen. Einige blieben in der Rosette sitzen, andere trieben durch



Fig. 2. Extreme Schmalblattpflanze der  $F_1$ -Gen. Die Pflanze kam erst im dritten Jahr zur Blüte, ♂ steril.

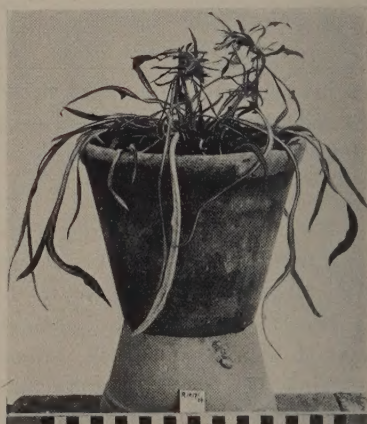


Fig. 3. Zwergpflanze der  $F_1$ -Gen. mit langen schmalen Blättern. Bei diesen ist die Lamina weitgehend reduziert, die Mittelrippe verdickt und hin und wieder verzweigt.

und entwickelten sich zu sehr zierlichen Pflanzen (s. Fig. 2). In der Blattbreite finden sich in dieser Gruppe erhebliche Schwankungen. Es sind alle Übergänge von extrem schmalblättrigen Formen bis zu Individuen mit fast normaler Blattbreite zu beobachten. Eine etwas auffällige Form der Blätter zeigte Pflanze R 1017/24. Die sehr langen und schmalen Blätter, die durch eine stark verdickte Mittelrippe an der Blattbasis auffielen, hatten eine fast völlig rückgebildete Spreite. Die Mittelrippe gabelte sich hin und wieder, so daß geweihartig verzweigte Blätter entstanden (s. Fig. 3). Solche Pflanzen sind in beiden Geschlechtern steril, sie bilden nur wenige, unvollkommen entwickelte Blüten aus.



**Kümmerringe.**

Diese Gruppe umfaßt die Pflanzen, welche durch schwächeren Wuchs, meist schlechte Fertilität und hin und wieder durch hellere Blattfarbe auffielen. Auch Formen der Fig. 4 gehören hierher. Es sind eintriebige, unverzweigte Pflanzen, die kaum eine Knospe ausbilden. Sie haben außerdem häufig am Rande stark gezähnte Blätter, die sich dazu noch durch eine bläulichgrüne Färbung von den Blättern normaler Pflanzen unterscheiden.

**Andere Variationen.**

Wiederholt wurden in der  $F_1$ - und ebenso in der  $F_2$ -Generation Pflanzen gefunden, die zierlich gebaut waren, kleine und schmale Blätter und gleichfalls kleine, ♂ ganz sterile, ♀ semisterile Blüten hatten (s. Fig. 5). Sie traten in der  $F_2$ -Generation 10 mal auf und gehörten jedesmal unverkennbar zum gleichen Typ. Wir haben diese Form vorläufig *Gracilis* genannt. Die Durchführung einer genetischen Analyse ist bei ihr durch die gestörte Fertilität sehr erschwert. Auch nach Kreuzung mit der normalen *Hookeri* erhielten wir meist keinen Ansatz. Sehr selten kamen wenige Samenkörner zur Reife, die sich zu normalen Pflanzen entwickelten. *Gracilis*-Pflanzen sind in ihrem Phänotyp sehr einheitlich, so daß die Vermutung nahe lag, daß hier chromosomale Störungen vorliegen könnten. Wir werden darüber in einer späteren Mitteilung berichten. In diese letzte Gruppe der Variationen gehören auch alle weniger scharf umrissenen Formen, farb- und formdefekte Pflanzen, die die typische halbmondförmige Ausbildung der Blattspreite

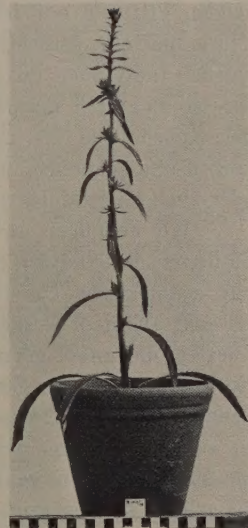


Fig. 4. Eintriebige Pflanze der  $F_1$ -Gen. Blätter stark gezähnt, Blüten spärlich, steril.

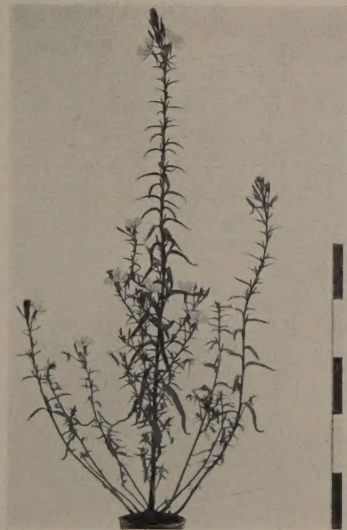


Fig. 5. *Gracilis*-Pflanze.

zeigen, Pflanzen mit leicht mißbildeten Blüten und oft ausgefranzten Blütenblättern, buntblättrige und verbänderte Pflanzen. Wiederholt wurden Individuen mit gehemmtem Hauptsproß gefunden, deren Seitensprosse sich aber normal entwickelten. Andere Formen wichen im Bau der Knospe von den normalen Pflanzen ab. Wir fanden Pflanzen mit langen und schmalen, mit breiten und gedrunghenen Knospen, die kurze oder auch lange Kelchzipfel trugen.

Wir begnügen uns für die Varianten der  $F_1$ -Generation an dieser Stelle mit einer kurzen Beschreibung ihres Phänotyps. Eine histologische und zytologische Untersuchung einiger dieser Variationen wird folgen. Es geht aus dem Gesagten wohl hervor, daß auch bei *O. Hookeri*, einer Spezies, die unter normalen Verhältnissen auffallend konstant ist, der Einfluß kurzweiliger Strahlen sich schon in der  $F_1$ -Generation mit einer bedeutenden Zunahme von Abweichern bemerkbar macht. Auffallend ist auch hier wieder das zahlreiche Auftreten von Schmalblattpflanzen, die auch nach Röntgenbestrahlung bei anderen Objekten (*Antirrhinum*, *Nicotiana*) stets in großer Zahl beobachtet werden konnten. Es handelt sich also vermutlich um ein allgemeiner verbreitetes Prinzip der Röntgenstrahlenwirkung auf Pflanzen, das seine Ursache wahrscheinlich in einer starken Herabsetzung der Zellteilungsrate in den vegetativen Organen findet.

### 3. Die Wirkung der Pollenbestrahlung auf die $F_2$ -Generation.

Über die experimentelle Auslösung von Mutationen bei *Oenothera* liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. P. Michaelis gelang es, durch Behandlung von Blüten der *Oenothera Hookeri* mit abnormen Temperaturen zur Zeit der Reduktionsteilung die Bildung heteroploider Gonen hervorzurufen, die dann zur Entstehung heteroploider Pflanzen führten. W. H. Brittingham hat durch Radiumbestrahlung bei *O. franciscana* und *O. Lamarckiana* Varianten verschiedener Natur ausgelöst. Junge Keimlinge von *O. biennis-gigas* bestrahlte J. Langendorff mit dem Erfolg, daß in der  $F_1$  und  $F_2$  eine bedeutende Erhöhung der Zahl von Varianten verschiedener Art festzustellen war. Eine genaue Analyse aller dieser Formen fehlt jedoch bisher.

Es konnte bei unseren Versuchen trotz der ganz anders gearteten Fragestellung nicht ausbleiben, daß in der  $F_2$  auch Genmutationen beobachtet wurden. Wir haben auf ihre Sicherstellung aus verschiedenen Gründen besonderen Wert gelegt und ihrer Beschreibung soll die vorliegende Mitteilung in erster Linie dienen. Es scheint uns für die weitere genetische Analyse der zu erwartenden chromosomalen Störungen un-



ausbleiblich notwendig, zu versuchen, wenigstens eine Anzahl für diese Zwecke gut brauchbarer Gene zu lokalisieren. Da bei *O. Hookeri* Genmutationen bisher nicht bekannt geworden sind, bzw. nicht beschrieben wurden, ist der mühselige Weg des Aufbaus von Koppelungsgruppen von Anfang an zu beschreiten. Wie weit er zum Ziel führt, bleibt bei der anscheinend häufig stark verminderten Lebensfähigkeit der mutierten Gonen abzuwarten.

Für die  $F_2$ -Generation wurden in unseren Versuchen insgesamt 426  $F_1$ -Pflanzen geselbstet und in der  $F_2$  38402 Individuen aufgezogen. Die Samen wurden wiederum auf Fließpapier ausgesät, dann in Keimschalen pikiert und schließlich in Pikierkästen umgesetzt. Tab. II gibt die Erhöhung der Genmutationsrate in  $F_2$  und die Zahl der in dieser

Tabelle II.

Wirkung der Pollenbestrahlung auf die  $F_2$ -Generation bei *Oe. Hookeri*.

Dosis r	geselb- stete $F_2$ -Pfl.	Gen- muta- tionen	%	Zahl der $F_2$ -Samen	gekeimte $F_2$ -Samen	%	Vari- anten	%
750 r....	72	3	$4,17 \pm 2,35$	11218	7546	67,26	9	0,119
1500 r....	199	8	$4,02 \pm 1,39$	32584	17354	53,26	35	0,201
2500 r....	155	13	$8,38 \pm 2,22$	24014	13502	56,22	57	0,422

Generation aufgetretenen Varianten, sowie die Keimfähigkeit der  $F_2$ -Samen im einzelnen wieder. Es wurde mit drei verschiedenen Dosen: 750, 1500 und 2500 r gearbeitet. Wie nicht anders zu erwarten, ist nach der stärksten Bestrahlung auch die Zahl der Genmutationen und die Zahl der Varianten am größten. Einige Mutanten wie *opaca*, *aurea*, *clara* und *torquata* wurden als Spaltungen bereits in der Keimshale entdeckt. Andere, und zwar vor allem Mutationen der Blattform, wie *angustifolia* und *graminifolia* fielen erst im Pikierkasten auf. Die meisten von ihnen wurden jedoch in den Beeten der Freilandkulturen festgestellt. Auffallend war, daß im Gegensatz zu *Antirrhinum* die Spaltungszahlen fast immer sehr schlecht waren. Das theoretisch zu erwartende Verhältnis war meist nicht erfüllt, es trat ein von Fall zu Fall wechselnder Rezessivenausfall ein, der im allgemeinen durch mangelnde Lebensfähigkeit der Mutanten erklärt werden kann. Insgesamt wurden 24 Genmutationen gefunden, deren genaue Beschreibung wir am Schluß der Arbeit folgen lassen. Hier sei gesondert auf die Fertilitätsverhältnisse einiger Mutanten eingegangen. Es wurde der Grad der ♂ Fertilität durch Pollenausählungen bestimmt, wobei nur normale oder leere und geschrumpfte Körner gezählt wurden. Das Ergebnis der Zählung veranschaulicht Tab. III. Mit Ausnahme der verminderten ♂ Fertilität der Mutanten *inflata* und

Tabelle III.

Feststellung der ♂ Fertilität einiger Mutanten von *Oe. Hookeri*.

Pflanze	gezählte Pollen- körner	normal	geschrumpft und leer	% normal	% geschrumpft und leer
<i>Hookeri</i> .....	2073	1741	332	83,99	16,01
<i>fruticosa</i> I .....	1032	904	128	87,59	12,41
<i>fruticosa</i> II .....	1092	1019	73	92,39	7,61
<i>inflata</i> .....	1064	630	434	<b>59,21</b>	40,79
<i>monocaulis</i> .....	1368	1259	109	92,06	7,94
<i>torquata</i> .....	1043	777	266	74,11	25,89
<i>rustica</i> .....	1025	924	101	90,14	9,86
<i>angustifolia</i> .....	1101	1049	52	95,28	4,72
<i>vasta</i> .....	1014	588	426	<b>57,98</b>	42,02
<i>paupera</i> .....	1019	897	122	88,03	11,97
<i>subtilis</i> .....	1060	803	257	75,75	24,25
<i>compacta</i> .....	1038	982	56	94,60	5,40
<i>aegrola</i> .....	1019	756	263	74,19	25,81

*vasta* mit 59,21 bzw. 57,98% gruppieren sich die Werte um die normalen, die vereinzelt, von *angustifolia*, *compacta* und *fruticosa*, sogar übertroffen werden. Völlige Sterilität im ♂ Geschlecht wurde lediglich bei der Mutante *enormis* beobachtet; als ♂ sehr schlecht fertil erwies sich *graminifolia*. Auch Größenmessungen der Pollenkörner wurden vorgenommen. Die Ergebnisse sind in Tab. IV dargestellt. Es wurden von jeder Mutante 100 Pollenkörner gemessen. Wie die Tabelle zeigt, sind auffallende

Tabelle IV.

Größenmessungen an den Pollenkörnern einiger Mutanten von *Oe. Hookeri*.

Pflanze	(1 Teilstrich = 8,54 $\mu$ .)		
	gemessen	Basis	Höhe
<i>Hookeri</i> .....	100	18,32 $\pm$ 0,94	15,63 $\pm$ 0,93
<i>fruticosa</i> I .....	100	17,77 $\pm$ 0,59	15,36 $\pm$ 0,63
<i>fruticosa</i> II .....	100	18,73 $\pm$ 0,95	16,09 $\pm$ 0,87
<i>inflata</i> .....	100	18,05 $\pm$ 0,52	16,02 $\pm$ 0,55
<i>monocaulis</i> .....	50	17,28 $\pm$ 0,65	15,10 $\pm$ 0,59
<i>torquata</i> .....	50	17,66 $\pm$ 0,77	15,20 $\pm$ 0,81
<i>rustica</i> .....	100	17,64 $\pm$ 0,63	15,34 $\pm$ 0,63
<i>angustifolia</i> .....	100	17,93 $\pm$ 0,54	15,38 $\pm$ 0,62
<i>vasta</i> .....	100	17,91 $\pm$ 0,59	15,66 $\pm$ 0,71
<i>paupera</i> .....	100	17,05 $\pm$ 0,59	14,74 $\pm$ 0,60
<i>subtilis</i> .....	100	17,35 $\pm$ 0,71	15,05 $\pm$ 0,63
<i>compacta</i> .....	100	17,67 $\pm$ 0,64	15,38 $\pm$ 0,64
<i>aegrola</i> .....	100	17,51 $\pm$ 0,80	15,26 $\pm$ 0,74

Größenunterschiede zwischen den Pollenkörnern der einzelnen Mutanten und der normalen Stammform nicht feststellbar, und auch die Gestalt der Mikrosporen, die Regelmäßigkeit der Ausbildung von Porenlapen usw. war bei keiner der untersuchten Formen gestört. Es mag dies bei



# Pflanzenphysiologie

Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen  
einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde

Von

**Prof. Dr. Richard Kolkwitz**

Berlin-Dahlem

Dritte, umgearbeitete Auflage

Mit 175 Abbildungen im Text und 14 zum Teil farbigen Tafeln

VII, 310 S. gr. 8° 1935 Rmk 12.—, geb. 13.50

**Inhalt:** Phanerogamen. 1. Notwendige Elemente und Nährsalze. 2. Das Chlorophyll und seine Funktion. 3. Diffusion, Osmose und Turgor. 4. Zucker, Stärke, Reservezellulose, fettes Oel. 5. Eiweiß. 6. Wasser und Luft. 7. Atmung. 8. Wachstum, Bewegung und Reiz. 9. Fortpflanzung und Vererbung. / Kryptogamen. 1. Myxomycetes (Schleimpilze). 2. Schizomycetes, Bacteria (Spaltpilze). 3. Eumycetes, Fungi (Hefen, Schimmelpilze, parasitisch niedere Pilze, höhere Pilze). 4. Lichenes, Flechten. 5. Algen, Neuston, Plankton und Benthos. 6. Oekologie der Gewässer. 7. Charophyta (Characeae), Armeleuchtergewächse. 8. Bryophyta (Muscineae), Moose. 9. Pteridophyta, Farne. / Literatur. Register.

Dieses jetzt in dritter Auflage erschienene Buch ist 1914 aus Versuchen und Übungen entstanden, die bezweckten, die Studierenden an der Universität und Landwirtschaftlichen Hochschule in die physiologische Botanik einzuführen. Der Verfasser hat stets dasjenige herausgesucht, was im Vergleich zu der aufgewendeten Zeit die beste Belehrung bot; was sich in 35 jähriger Lehrtätigkeit und Erfahrung bewährt hat, ist in dem Buch verarbeitet und verleiht ihm besonderen Wert. Das ganze Gewächsreich ist in besonders übersichtlicher Einteilung behandelt, dabei absichtlich ausführlicher die Wasserorganismen (Plankton) und die niederen Pflanzen, weil es an Darstellungen hierüber in der Literatur fehlt.

Das Buch kann als Vereinigung einer theoretischen und einer praktischen Physiologie gelten. Es ist bestimmt für alle naturwissenschaftlichen Kreise, für Lehrer der Naturwissenschaften, Chemiker, Apotheker, für Mediziner, für Industrielle, deren Betriebe mit Wasser zu tun haben, und für Gärtner, — bestimmt für alle diejenigen, welche in dem Buch nicht nur lesen, sondern danach auch arbeiten wollen.

**Pharmazeutische Zeitung.** 1914, Nr. 24: Das vorliegende Werk ist zum größten Teil von praktischen Erwägungen geleitet — es will demjenigen, den die Pflanze als lebendes Wesen interessiert, ein Handbuch sein, um sich selbständig experimentell mit den Fragen beschäftigen zu können, die seine Aufmerksamkeit und sein Nachdenken angeregt haben. Aus jeder Zeile des ganz vortrefflichen Buches spricht der Praktiker und Lehrer, dem es ernst ist mit seinem Vorhaben! Es ist wohl unmöglich, noch liebevoller und dabei streng sachgemäß und kurz jedes Detail zu erörtern, das zum Gelingen des Experimentes nötig ist. . . . Die stets leichtfaßliche Darstellung will kein spezielles Wissen, sondern in erster Linie allgemeines Wissen vermitteln „und dabei nach Möglichkeit Können auslösen“. Das preiswürdige Werk ist allen Lehramtskandidaten, Hydrobiologen, Medizinalbeamten und vor allem allen denjenigen Studenten der Botanik aufs wärmste zu empfehlen, die in den Geist

dieser Wissenschaft eindringen und sich nicht mit einem bloßen Formenreichtum begnügen wollen. Die Abbildungen sind klar und sehr instruktiv gewählt. Dr. Reno Muschler

**Aus der Natur.** 12. Jg., H. 4: ... Selbst der Fortgeschrittenere blättert mit Vergnügen darin, weil er überall etwas Neues, das im Unterricht oder in den Übungen Berücksichtigung verdient, findet. Überhaupt ist es erstaunlich, mit welchem feinen Takte und welcher unfehlbaren Sicherheit Kolkwitz das unterrichtlich Bedeutungsvolle zu treffen verstanden hat. ... Besonders wertvoll sind die bakteriologischen Anweisungen, die wir im Hinblick auf die hohe Bedeutung einer hygienischen Unterweisung den Schulmännern nicht dringend genug empfehlen können. Und als ein wahres Meisterstück sind die Abschnitte über Planktonkunde zu bewerten: hier ist der Verfasser auf seinem eigensten Forschungsgebiete und meistert den Stoff mit unübertrefflicher Großzügigkeit. Das Werk kann in Laboratorien aller Art getrost zu den Hilfsbüchern ersten Ranges gezählt werden. Sn.

**Zeitschrift für Mikrobiologie.** 1914, S. 126/127 (aus einem russ. Referat): Das reich illustrierte, in den meisten Fällen mit neu gefertigten und dabei oft originellen Zeichnungen ausgestattete Buch des bekannten Berliner Hydrobiologen und Schöpfers der gegenwärtigen biologischen Wasseranalyse stellt nicht nur eine Experimentalphysiologie dar, sondern ein ganz eigenartiges biologisches Praktikum, in welchem der Hauptschwerpunkt auf die Ökologie der Pflanzen gelegt ist. Darin besteht seine Originalität und der wesentliche Unterschied gegenüber allen übrigen inhaltsähnlichen Büchern. ... unentbehrlich für den Tisch jedes Biologen und besonders Hydrobiologen, weil sich für den letztgenannten hier ausnahmsweise viel Material findet. Für diejenigen, welche sich mit den Fragen der biologischen Wasseranalyse beschäftigen, hat das Buch eine besondere Bedeutung, weil hier zum erstenmal die Grundsätze dieser, in den letzten Jahren so schnell emporgeblühten wissenschaftlichen Disziplin gesammelt und knapp, aber doch in erschöpfender Weise auseinandergesetzt sind. ... S. Wislouch

**Botanisches Centralblatt.** 1914, Nr. 39: ... Das ganze Werk ist mit einem ausgezeichneten Bildermaterial ausgestattet, das ein besonderer Vorzug des Buches sein dürfte. Sierp

**Centralblatt für Bakteriologie. II. Abtlg.** Bd. 57: ... ein wertvolles Hilfsmittel auch für Bakteriologen und alle diejenigen, die sich mit Wasseruntersuchungen beschäftigen.

**Natuurwetenschappelijk Tijdschrift, Okt./Dez. 1923:** Een boek om van verrukt te wezen. Nieuwe, oorsponkelijke en persoonlijke voorstelling der plantenphysiologie. Niets van het oude schoolmeesterachtige; ook niets van zwaarwichtige geleerdooenry. Eenvoudig, enkel 300 bladzijden met meer dan 150 figuren in de tekst, geeft het werk ons toch een streng wetenschappelijken kijk in de plantenphysiologie. Het is in de eerste plaats bedoeld als handleiding bij practische oefeningen en vooral voor eigen waarnemingen. ...

Wat echter vooral dit boek kenmerkt is het groote belang, dat de schrijver hecht aan de behandeling der kryptogamen, de bacteriën de zwammen, de korstmossen en dan een vijfde kapittel de algen, waarbij de schrijver in detail behandelt: neuston, plankton en benthos.

Het is de eerste maal sinds Zacharias reeds jaren geleden theoretisch aantoonde, welk nut men van het plankton in het onderwijs kon trekken, dat een vakman op werkelijk meesterlijke wijze die gedachte in de praktijk heeft uitgevoerd. Van bladzijde 180 tot 244 hebben we een eerste, maar degelijke en volledige inleiding tot de planktologie, waarbij de systematiek, de biologie en de werkwijze van dezen tak van wetenschap behandeld worden. Nadien krijgen we de mossen en de varens en eindelijk een voortreffelijke keuze van de overweldigende litteratuur van de behandelde onderwerpen. Zooals men ziet heb ik niet te veel gezegd, met te beweren: «Een boek om van verrukt te wezen.»



# Pflanzenforschung

Herausgegeben von

Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem

- Heft 1: **Phanerogamen** (Blütenpflanzen). Von R. Kolkwitz. Mit 37 Abbild. im Text und 1 farb. Tafel. VI, 64 S. gr. 8° 1922 Rmk 1.50
- Heft 2: **Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Salzwassers.** Grundlinien zu einer Monographie von Dr. Werner Bavendamm. Mit 10 Abbild. im Text und 2 Tafeln. X, 158 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.—\*
- Heft 3: **Melosira und ihre Planktonbegleiter.** Von Dr. Hans Bethge, Potsdam. Mit 6 Abbild. im Text und 3 Tafeln. V, 82 S. gr. 8° 1925 Rmk 4.50\*
- Heft 4: **Die Eisenbakterien.** Beiträge zu einer Monographie. Von Prof. Dr. N. Chlodny, Kiew. Mit 20 Abbild. im Text und 4 Tafeln. VI, 162 S. gr. 8° 1926 Rmk 12.—\*
- Heft 5: **Zur Kenntnis der Desmidiaceen des norddeutschen Flachlandes.** Eine soziologisch-geographische Studie. Von Dr. Artur Donat, Freiburg i. Br. Mit 5 Tafeln. III, 51 S. gr. 8° 1926 Rmk 5.—\*
- Heft 6: **Die Gattung Synedra** in systematischer, zytologischer und ökologischer Beziehung. Von Dr. Konrad Gemeinhardt, Berlin. Mit 4 Tafeln. IV, 88 S. gr. 8° 1926 Rmk 6.—\*
- Heft 7: **Zur Oekologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen.** Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes. Von Dr. R. W. Kolbe. Mit 10 Abbild. im Text und 3 Tafeln. V, 146 S. gr. 8° und 3 Blatt Tafelerkl. 1927 Rmk 9.—\*
- Heft 8: **Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen.** Von Walter Döpp. Mit 8 Abbild. im Text und 23 Tafeln. IV, 58 S. und 17 Blatt Tafelerkl. gr. 8° 1927 Rmk 9.—\*
- Heft 9: **Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen.** Von Dr. E. E. Uspenski, Moskau. VI, 110 S. gr. 8° 1927 Rmk 6.—\*
- Heft 10: **Zur Biologie des Flußplanktons.** Untersuchungen über das Potamo-plankton des Havelgebietes. Von W. Krieger. Mit 1 Karte und 47 Kurven im Text und 5 Tafeln. VI, 66 S. und 5 Blatt Tafelerkl. gr. 8° 1927 Rmk 6.—\*
- Heft 11: **Oekologie der Peridineen.** Studien über den Einfluß chemischer und physikalischer Faktoren auf die Verbreitung der Dinoflagellaten im Süßwasser. Von Dr. Karl Höll. Mit 14 Abbild. im Text. VI, 97 S. gr. 8° 1928 Rmk 6.50\*
- Heft 12: **Beitrag zur Kenntnis der Desmidiaceen Nordwestdeutschlands,** besonders ihrer Zygoten. Von Prof. Dr. H. Homfeld, Altona. Mit 1 Karte im Text und 9 Tafeln. VI, 96 S. gr. 8° 1929 Rmk 9.—\*
- Heft 13: **Ueber die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen** und ihre Beziehungen zueinander. Unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Anabaena. Von Lotte Canabaeus. Mit 16 Abbild. im Text. V, 48 S. gr. 8° 1929 Rmk 3.—\*
- Heft 14: **Die Gärungssarcinen.** Eine Monographie von Dr. Jean Smit, Lektor d. Mikrobiologie a. d. Univers. Amsterdam. Mit 2 Kurven u. 10 Abbild. im Text und 10 Tafeln. VIII, 59 S. gr. 8° 1930 Rmk 9.—\*
- Heft 15: **Die Heterokonten-Gattung Tribonema.** Von Dr. Eva Hawlitschka. Mit 18 Abbildungen im Text. V, 36 S. gr. 8° 1932 Rmk 3.—

- Heft 16: **Die Eisenorganismen.** Systematik und Morphologie. Von Dr. Paul Dorff. Mit 40 Abbild. im Text. III, 62 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60
- Heft 17: **Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmossen.** Von Elsa Zastrow. Mit 43 Abbildungen im Text. VI, 70 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60
- Heft 18: **Das Genus Cosmocladium.** Von J. Heimans, Amsterdam. Mit Tafeln. 1935 im Druck

*Die mit \* bezeichneten Preise ermässigen sich bis auf Widerruf um 10%.*

# Anleitung zur Mikrophotographie

auch mit einfachen Einrichtungen, mit zweckmäßigster Beleuchtung  
und mit einem neuen, wenig kostspieligen Apparat  
für den täglichen Gebrauch auf dem Mikroskopiertisch

Von

**Prof. Dr. Ludwig Heim** und **Dr. med. e. h. Fritz Skell**

Geheimer Medizinalrat in Erlangen

Malers u. Universitätszeichner i. München

Mit 38 Abbildungen im Text

VIII, 92 S. gr. 8° 1931 Rmk 4.50, geb. 5.50

Inhalt: Einleitung. / Das Mikroskop. / Die Beleuchtung. / Die Grundsätze der Beleuchtung nach Köhler. / Die mikrophotographische Einrichtung. / Die Photographie mit wagrechtem und mit aufrechtem Mikroskop. / Die neue Vorrichtung zur Schrägstellung von Mikroskop und Kamera auf der optischen Bank, sowie die neue Lampe nebst Kollektor nach F. Skell. / Die Ermittlung der Vergrößerung. / Die Tiefenschärfe. / Die Einstellung für die Aufnahme. / Die Farbfilter. / Die Aufnahme. / Platten, Entwickeln, Kopieren. / Die Stereo-Mikrophotographie. / Zweckmäßige Hilfsvorrichtungen für die Mikrophotographie. / Die Mikrophotographie im auffallenden Licht. / Anforderungen an die Präparate für Mikrophotographie. / Sach- und Autorenregister.

Viele Mikroskopiker, die sich der Mikrophotographie zugewandt hatten, sind wegen immer wiederkehrender Mißerfolge und weil ihnen die Arbeit zu umständlich und beschwerlich erschien, wieder von ihr abgekommen; auch Unkenntnis optischer Vorgänge und vermeintlich zu hohe Kosten sind schuld; warum diese so wichtige Darstellungsmethode vernachlässigt wird. Die Verfasser wollen daher mit ihrer Abhandlung auf Grund langjähriger Erfahrungen und unter Berücksichtigung der neuesten Errungenschaften auf beleuchtungstechnischem und optischem Gebiete zeigen, wie man auf möglichst einfache und zweckmäßige Art mit käuflichen und auch mit selbst zusammengestellten Apparaten ohne schwierige theoretische Ueberlegungen und ohne zu lange und teure Übungszeit zu einem dauernden und gleichmäßigen Erfolg kommen kann.

**Zeitschr. f. Botanik.** Bd. 25 (1932), 8/9: . . . Es ist den Verfassern sehr zu danken, daß sie überall ihre großen Erfahrungen mitteilen, wodurch das Büchlein auch den bewanderten Mikrophotographen sehr wertvoll wird. Lorbeer

**Anatomischer Anzeiger.** Bd. 73 (1932), 11/13: . . . Wer sich an den Leitfaden hält, der muß gute Aufnahmen erzielen. Die Menge schlechter Mikrophotogramme, die sich heute noch in den Veröffentlichungen finden, beweisen die Notwendigkeit einer solchen Anleitung. Schubert

**Anatomischer Bericht.** Bd. 23 (1932), 7/8: . . . Im ganzen ist es ein Buch, das jedem Anfänger eine wirklich brauchbare Anweisung zur Ausübung der Mikrophotographie gewährt, aus dem aber auch der erfahrene Mikrophotograph manchen zweckmäßigen Hinweis wird entnehmen können. Pratje



*Oenothera*, bei der Veränderungen im Chromosomengehalt sehr oft schon an der Größe und der Form der Sporen erkennbar sind, als Hinweis dafür gelten, daß wahrscheinlich nur genische Unterschiede den veränderten Phänotyp bedingt haben. Dafür spricht ferner, daß sich Selbstungen der Mutanten fast stets als konstant erwiesen. Die loci *angustifolia* und *fruticosa* scheinen in die Gruppe mutabler loci zu gehören, in beiden Fällen spalteten neue Allele heraus, die außerdem auch unabhängig davon entstanden waren.

Neben den einwandfreien Genmutationen traten in erheblicher Zahl wiederum Varianten auf. Als besonders beachtenswert fielen in der Aussaat 1121/33 drei Pflanzen von sparrigem Wuchs auf. Sie waren zunächst pyramidal aufgebaut, später entwickelten sich am ganzen Hauptsproß Seitenzweige, die diesen im Wuchs überholten. Die Kelche waren gestreift, die Blüten bedeutend kleiner als bei der normalen *O. Hookeri*. Die neue Form wurde zunächst als Genmutation angesprochen. Es stellte sich jedoch in der nächsten Generation heraus, daß alle drei Pflanzen nach Selbstung kompliziert spalteten. Die Analyse dieser Spaltung wird nunmehr durchgeführt. Über ihr Ergebnis soll später berichtet werden.

### Beschreibung der aufgetretenen Genmutationen.

#### *Fruticosa* (fru fru).

*fru fru*-Pflanzen sind ungewöhnlich stark und dicht verzweigt, „buschig“ (s. Fig. 6). Der Hauptsproß ist nicht betont, die Verzweigung ist am stärksten an der Basis. Die Seitentriebe stehen zuerst ziemlich steil aufrecht, legen sich dem Mitteltrieb an und senken sich erst mit zunehmendem Alter. Das Laub ist infolge des geringeren Anthokyan gehaltes heller, und auch die Sproßgipfel sind weniger anthokyanhaltig als bei normalen Pflanzen, sie sind aber stark getupft. Die Farbe der Knospen ist ein mattes Rosagrün. Die Pflanzen blühen stark und gleichzeitig an allen großen Trieben, die Blüten sitzen enger zusammen



Fig. 6. *fruticosa*-Pflanze.

als bei der normalen *Hookeri*. Die Blüte ist etwas kleiner als die normale. Die Blätter welken früh. Aufgetreten in R 1057,33 aus 111/1000,32. In einer anderen Saatnummer (R 1070,33 aus 124/1000,32) trat nach gleicher Behandlung ein weiteres Allel des gleichen locus auf. Die Pflanzen ähneln den zuerst beschriebenen in allen

Merkmale, mit Ausnahme der absoluten Größenmaße. Sie zeigen buschigen Zwergwuchs, der etwa die halbe Höhe der oben beschriebenen und von normalen *Hookeri*-Pflanzen erreicht. Alle Färbungen sind noch etwas heller als bei *fruticosa*. Die Blüte ist bedeutend kleiner als die normale und dabei heller gelb. Im Herbst wurde das Austreiben neuer Sprosse, die eine etwas größere Höhe erreichten, beobachtet.



Fig. 7. *graminifolia*-Pflanze.

#### **Graminifolia (gram gram).**

*gram gram*-Pflanzen wirken im Wuchs graziös. Der Hauptsproß ist stark betont. Die Verzweigung ist am stärksten an der Basis. Die Blätter sind lang und sehr schmal (s. Fig. 7). Die Blüten sind kleiner als die normalen und sehr schlecht fertil. Kelchfarbe und Sproßgipfel gleichen denen von normalen *Hookeri*-Pflanzen. Aufgetreten in R 1073,33 aus 127/1000,32.

#### **Clara (cla cla).**

*cla cla*-Keimlinge heben sich bereits in der Saatschale von ihren normalen Geschwistern deutlich ab. Die Kotyledonen sind in diesem Entwicklungsstadium bedeutend kleiner und schlanker als die von normalen *Hookeri*-Pflanzen, ihre Farbe ist hellgrau bis gelbgrün. In der späteren Entwicklung verwischen sich die Unterschiede in der Blattfärbung allmählich, doch bleiben die Pflanzen stets etwas



Fig. 8. Junge *clara*-Pflanzen neben einer gleich alten normalen Rosette.

heller und erreichen nie die Größe von normalen *Hookeri*-Individuen (s. Fig. 8). Die Wachstumsenergie der *cla cla*-Pflanzen ist sehr gering, sie treiben spät durch und blühen nur wenig, da die meisten Knospen jung abfallen. Die Blüte ist deutlich blaßgelb.



Der Narbe fehlen hin und wieder die vier Lappen. Die Genmutante *clara* ist ihrer Konstitution nach zart und anfällig. Aufgetreten in R 1080,33 aus 131/1001,32.

#### **Vasta (vas vas).**

*vas vas*-Pflanzen erreichen etwa nur drei Viertel der Höhe von normalen *Hookeri*-Pflanzen, sie wirken untersetzt und plump. Hauptsproß und Basalsprosse sind deutlich getrennt. Der Hauptsproß wächst aufrecht, die Basalsprosse liegen flach dem Boden an, sie biegen sich erst in der Nähe der Blütenregion rechtwinklig hoch. Die Seitensprosse kommen spät zur Entwicklung. Die Blätter sind heller, in ihrer Form breiter und kürzer als bei normalen *Hookeri*-Pflanzen. Die Sprosse sind sehr dick. Auch die Knospen haben dicke Röhren, sie sind im allgemeinen kürzer und dicker als bei der normalen *Hookeri*. Die Blüten, die in normaler Anzahl erscheinen, sind etwas größer und fleischiger. Ihr Gelb spielt ein wenig ins Orange hinein. Die Antheren sind kürzer und breiter, die Griffel massiv. Die äußersten Ränder der Blütenblätter biegen sich aufwärts, so daß die Blüten gewölbt erscheinen. Aufgetreten in R 1108,33 aus 157/1002,32.

#### **Brevis (bre bre).**

*bre bre*-Pflanzen sind Halbzwerge (s. Fig. 9), sie ähneln in ihrem Aufbau der Genmutante *fruticosa*, haben aber kürzere Blätter. Sie sind nicht ganz so buschig



Fig. 9. Blühende *brevis*-Pflanze rechts, daneben normale *Hookeri*.

wie *fruticosa*, ihr Hauptsproß ist stärker betont. Die Blüte ist kleiner als die normale. Aufgetreten in R 1110,33 aus 160/1002,32.

#### **Enormis (eno eno).**

*eno eno*-Pflanzen bleiben im Wuchs bedeutend hinter den normalen Pflanzen zurück. Neben dem Haupttrieb bilden sie viele basale Seitentriebe, die dessen Höhe oft erreichen. Die Blätter haben vielfach eine unregelmäßig angelegte Blattnervatur, sonst sind sie dunkelgrün, schmal, kurz, dünn und geschmeidig. Sie wirken farb- und formdefekt wie die Blätter der durch Gewebeentartungen gekennzeichneten Pflanzen von E. Stein bei *Antirrhinum*. Die in normaler Größe ausgebildeten, meist spät erscheinenden Blüten sind stets ♂ steril. Die Fertilität der ♀ Geschlechtszellen

scheint ungemindert. Die Pflanzen machen den Eindruck, als ob sie gegen Trockenheit gut geschützt seien. Auftreten in R 1111,33 aus 161/1002,32.

#### **Angustifolia (ang ang).**

*ang ang*-Pflanzen haben etwas schmalere Blätter und ein wenig kleinere Blüten als normale *Hookeri*-Pflanzen. Wuchsform und Größe sind normal. Stengel und Knospen sind stark anthokyanhaltig, die Blätter dunkelgrün. Zweimal aufgetreten in R 1416,33 aus 418/1043,32 und R 1420,33 aus 623/1043,32. Das Gen *ang* ist mutabel, es spaltete im Jahr 1934 ein weiteres Allel ab, das sich phänotypisch vom Ausgangsallel durch verminderten Wuchs, größere Zierlichkeit und Feinheit aller Organe unterscheidet.

#### **Debilis (deb deb).**

*deb deb*-Pflanzen sind schon im Pikierkasten deutlich zu erkennen. Sie bleiben im Wuchs erheblich hinter den normalen Geschwistern zurück und kommen oft im ersten Jahr nicht zur Blüte. Manchmal entwickelt sich spät ein schlanker Haupttrieb. Die Basaltriebe fehlen ganz oder wachsen spärlich und kurz nach. Die Blätter sind schmal und lang. Die Blütezeit beginnt spät, die Blüte gleicht der normalen. Auftreten in R 1173,33 aus 207/1012,32.

#### **Monocaulis (mono mono).**

*mono mono*-Pflanzen haben gewöhnlich nur einen stark anthokyanhaltigen, hin und wieder leicht gewundenen Hauptsproß. Seitensprosse werden selten ausgebildet. Die Blätter sind heller grün und ein wenig formdefekt. *Monocaulis* blüht relativ spät. Die in normaler Zahl gebildeten Knospen sind matt-dunkelrot, leicht behaart, die grüne Streifung ist kaum zu sehen. Die Blütenröhre ist oft etwas schief. Der Griffel überragt die Antheren stärker als bei der normalen *Hookeri*. Die ganze Knospe ist dicker, ihre Kelchzipfel sind länger und etwas gespreizt. Die Blüte wirkt wie eine in allen Maßen vergrößerte Ausgabe der normalen *Hookeri*-Blüte. Die Pflanzen sind in allen Teilen sehr brüchig. Auftreten in R 1201,33 aus 231/1013,32.

#### **Rustica (rus rus).**

*rus rus*-Pflanzen sind derb und kräftig gebaut. Sie erreichen nicht ganz die Höhe von normalen Individuen. Ihre Stengel sind stärker als bei normalen *Hookeri*-Pflanzen. Die Sproßgipfel enthalten nur wenig Anthokyan. Blätter und Knospen wirken plump. Die Griffel schieben sich vorzeitig aus der Knospe heraus. Alle Organe sehen brüchig aus. Die Fertilität ist normal. Auftreten in R 1285,33 aus 292, 10109,32.

#### **Aurea (aur aur).**

*aur aur*-Pflanzen fallen im Pikierkasten durch eine leuchtend gelbgrüne Blattfärbung auf. Die Pflanzen bleiben schon in diesem Entwicklungsstadium im Wuchs bedeutend hinter ihren normalen Geschwistern zurück. Sie bleiben fast alle im ersten Jahre in der Rosette stecken. Auftreten in R 1566,33 aus 42/1019,32.

#### **Inflata (inf inf).**

*inf inf*-Pflanzen sind im Wuchs höher als normale *Hookeri*-Pflanzen und von pyramidalem Aufbau. Sie haben schlanke, aufwärts gebogene Seitentriebe, die die Höhe des Mitteltriebes fast erreichen. Der Anthokyangehalt ist höher als bei normalen Pflanzen. Die matt-dunkelgrünen Blätter sind normal geformt. Charakteristisch für *inflata* ist die Form der Knospen und Blüten. Die Pflanzen haben aufgeblähte, paprikaschotenähnliche Knospen. Diese eigentümliche Mißbildung entsteht durch



ein sehr festes Aneinanderhaften vor allem der Kelchblattspitzen. Die wachsenden Kronblätter können daher die Knospen nicht sprengen, sie werden in ihrer freien Entwicklung gehindert, so daß sie sich in dem engen Raum stark falten (s. Fig. 10). Die Antheren umgeben als kompakter Klumpen den Griffel. Der Griffel ist kurz und klumpig, die vier Narbenlappen verbiegen sich in verschiedenen Richtungen. In der prall gefüllten Knospe reift der Pollen, doch ist der Prozentsatz geschrumpfter und leerer Pollenkörner relativ hoch (s. Tab. III). Die Bestäubung erfolgt in der geschlossenen Knospe. Die Blüten sind also kleistogam. Hin und wieder zerreißen die Kelchblätter später am Blütenboden, so daß dann ein gefaltetes gelbes Blütenblatt sichtbar wird. Aufgetreten in R 1329,33 aus 327/1034,32.



Fig. 10. Von rechts nach links: normale Knospe geöffnet, *inflata*-Knospe geöffnet, normale Knospe ohne Kelchblätter, *inflata*-Knospe ohne Kelchblätter.

#### **Torquata (tor tor).**

*tor tor*-Pflanzen fallen schon in der Saatschale auf. Die Kotyledonen sind um 90° links und um denselben Winkel um die Längsachse gedreht. Diese Orientierung wird auch von den Folgeblättern der Rosette beibehalten. Die Blätter am Sproß sind außerdem korkzieherartig gedreht (s. Fig. 11). Die Pflanzen bleiben im Wuchserheblich hinter den normalen *Hookeri*-Pflanzen zurück. Im Topf kommen sie im ersten Lebensjahr nicht zur Blüte. Im Freiland setzt die Bildung eines kurzen und dicken faszierten Hauptsprosses sehr spät ein. Die Knospen fallen oft ab, nur wenige entwickeln sich zu kleinen aber annähernd normal fertilen Blüten. Aufgetreten in 1567,33 aus 11/1035,32.



Fig. 11. Junge *torquata*-Pflanzen neben gleich alter normaler.

#### **Opaca (opa opa).**

*opa opa*-Pflanzen sind schon in der Keimschale und sehr deutlich im Pikierkasten erkennbar. Sie fallen durch mattgrüne Blätter auf. Ihre Wüchsigkeit ist ver-

mindert. Im Gewächshaus kommen sie im ersten Jahr nicht zur Blüte. Im zweiten Lebensjahr treiben sie einen Hauptsproß, der etwa die halbe Höhe von normalen *Hookeri*-Pflanzen erreicht. Die Blüten sind normal groß, von etwas hellerer Färbung. Aufgetreten in R 1568,33 aus 1/1037,32.

#### **Compacta (comp comp).**

Die Wuchsform der *comp comp*-Pflanzen ist gedrunken. Haupt- und Basalsprosse sind kurz. Sie bilden zahlreiche kleine Seitensprosse, so daß die Haupttriebe kaum zu sehen sind (s. Fig. 12). Die Blätter sind dicker als die von normalen *Hookeri*-Pflanzen, ihre Farbe ist auffallend hell. Die zahlreichen Knospen sind kürzer, dicker und weicher. Die Kelchblätter sind mattrot, grün gestreift und leicht behaart. Die Pflanzen blühen spät, dafür sehr reich. Die Blütenform gleicht der normalen. Die



Fig. 12. Blühende *compacta*-Pflanzen neben einer normalen *Hookeri*.

Farbe ist etwas intensiver gelb als die von normalen *Hookeri*-Pflanzen. Aufgetreten in R 1284,33 aus 291/1019,32.

#### **Modesta (mo mo).**

*mo mo*-Pflanzen sind kleinwüchsig. Sie halten sich sehr lange im Rosettenstadium. Später treibt häufig zuerst ein Basalsproß durch, der sich aufrichtet und vielfach den Hauptsproß überhaupt zu ersetzen scheint. Der Hauptsproß kommt, wenn überhaupt, verspätet zur Entwicklung, sein Stiel ist dick, er wirkt daher gedrunken. Die Blätter sind schmal und lang. Die spät gebildeten Knospen fallen leicht ab. Die Zahl der sich öffnenden Blüten wird dadurch stark vermindert. Ihre Form, Größe und Fertilität sind normal. Aufgetreten in R 1326,33 aus 324/1034,32.

#### **Paupera (pau pau).**

*pau pau*-Pflanzen sind kleinwüchsig und schwächlich ohne auffallende Kennzeichen (s. Fig. 13). Die Sprosse sind sehr dünn, die Blätter schmal und etwas heller in der Farbe, die blaß-rosa gefärbten Knospen schmal und weich mit völlig rundem Querschnitt. Die Pflanzen blühen sehr lange, die Blüte ist nur wenig kleiner als bei normalen *Hookeri*-Pflanzen, jedoch zarter mit sehr feinem Griffel und sehr dünnen Blütenblättern. Aufgetreten in R 1149,33 aus 193/1011,32.

**Parva (parv parv).**

*parv parv*-Pflanzen ähneln den Mutanten *paupera* und *brevis*, doch sind sie eher noch schwächer als *brevis*. Sie blühen früh. Aufgetreten in R 1198,33 aus 227/1013,32.



Fig. 13. Blühende *paupera*-Pflanze neben einer normalen Hookeri.

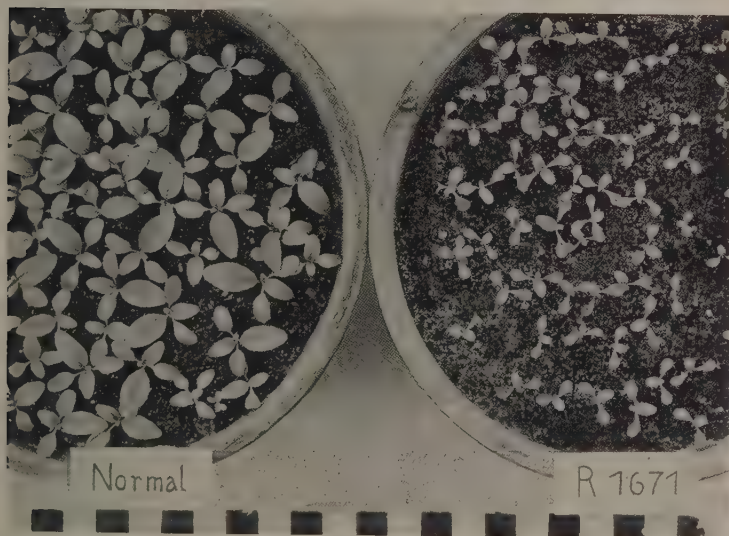


Fig. 14. Saatschale mit *pressa*-Keimlingen rechts, daneben Saatschale mit gleich alten normalen Keimlingen.

**Pressa (pre pre).**

*pre pre*-Pflanzen sind schon in der Saatschale zu erkennen (s. Fig. 14). Ihre Kotyledonen sind lederig und vom Blattstiel her tütenförmig nach der Mittelrippe



zu eingerollt. Die Pflanzen erreichen etwa drei Viertel der Größe von normalen *Hookeri*-Pflanzen. Sie haben einen dicht betupften Hauptsproß und zeigen eine starke Stauung in der Blütenregion. Die einzelnen Blüten sitzen daher dicht übereinander. Das gilt sowohl für die Haupt- wie für die Nebeninfloreszenzen. Die Laubblätter sind lederig von hellgrüner Farbe. Die Kelchblätter wirken hellrot, sie sind leicht gefleckt. Aufgetreten in R 1384,33 aus 613/1038,32.

#### **Minuta (minu minu).**

*minu minu*-Pflanzen sind ausgesprochene Kümmerlinge, über die wenig zu sagen ist. Sie zeigen alle Merkmale der normalen *Hookeri*, nur sind alle Maße verkleinert und dürrtiger. Aufgetreten in R 1383,33 aus 612/1038,32.

#### **Aegrota (aeg aeg).**

*aeg aeg*-Pflanzen erreichen nicht die Höhe der normalen *Hookeri*, sie bleiben Halbzwerge. Ihre Blätter sind schmaler und oft farb- und formdefekt, wie die von E. Stein beschriebenen Phytokarzinompflanzen. Der Sproß neigt zur Fasziation. Die Blüten sind kleiner als die der normalen *Hookeri*, ihr Farbton ist etwas heller. Aufgetreten in R 1582,33 aus 83/1013,32.

### **Zusammenfassung.**

Es werden die ersten Ergebnisse von Mutationsversuchen mit *O. Hookeri* geschildert. Pollenbestrahlungen mit 60 kV Spannung, 6 mA, 1 mm Aluminium, 20 cm Fokusobjektstand und Dosen von 750, 1500 und 2500 r ließen in der  $F_1$ - und  $F_2$ -Generation in großer Zahl Varianten verschiedener Art. Schmalblattpflanzen, Zwerge, Kümmerlinge u. a. entstehen. Die genetische Analyse dieser Pflanzen ist noch nicht beendet. In der  $F_2$  traten in dem genannten Versuch 24 Genmutationen auf, die, da Genmutationen von *O. Hookeri* bisher nicht bekannt wurden, eingehend beschrieben werden.

### **Literatur.**

- Blakeslee, A. F. and Cleland, R., Circle formation in *Datura* and *Oenothera*. Proc. Nat. Acad. of Sc. **16** (1930).  
 Brittingham, W. H., Variations in the Evening Primrose induced by Radium. Science **74** (1931).  
 Langendorff, J., Über die Erzeugung erblicher Veränderungen bei *Oenothera biennis-gigas* durch Röntgenstrahlen. Biol. Zentralbl. **54** (1934).  
 Michaelis, P., Über experimentell erzeugte, heteroploide Pflanzen von *Oenothera Hookeri*. Zeitschr. f. Botanik **23** (1930).  
 Renner, O., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der *Oenotheren*. Flora, N. F. **27** (1933).

# Zytologische und experimentelle Untersuchungen an *Erophila verna*<sup>1)</sup>.

Von **Rudolf Griesinger.**

Mit 8 Abbildungen im Text und 2 Tafeln.

Eine von Lotsy mit zwei Kleinarten, *Erophila cochleoides* Lotsy und *violaceopetiolata* Lotsy, durchgeführte Kreuzung ergab trotz Kastration 200 F<sub>1</sub>-Pflanzen vom Typus der als Samenpflanze benützten *cochleoides* und nur einen scheinbaren Bastard, die *E. confertifolia* Bannier, welche sich weiterhin als konstant erwies. Zur Erklärung dieses Ergebnisses nahm Lotsy an, daß hier apomiktische Fortpflanzung vorliege, eine Vermutung, die durch zytologische Untersuchungen von Bannier (1923) an denselben Kleinarten scheinbar bestätigt werden konnte. In der folgenden Zeit bewies nun Winge in zwei Arbeiten (1926 und 1933) vor allem durch die Herstellung echter Bastarde und zytologische Untersuchung der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen, daß die vorliegenden Formen eine normale sexuelle Fortpflanzung besitzen und von Apogamie keine Rede sein kann. Die unterschiedlichen Ergebnisse erklären sich demnach wohl durch mangelhafte Kastration und zytologische Fehlbeobachtungen. Bezüglich des Gesamtergebnisses der *Erophila*-Forschung, speziell der Rosen'schen Kreuzungen sei auf die ausführliche Übersicht zu Beginn der Winge'schen Arbeit von 1926 und Renners Darstellung der Artbastarde bei Pflanzen verwiesen. Bei der großen Zahl verschiedenster erblich konstanter *Erophila*-Kleinarten ist jedoch die Möglichkeit des Vorkommens einzelner apomiktischer Typen nicht ganz von der Hand zu weisen. Durch zytologische und experimentelle Untersuchungen an einigen neuen Rassen der Münchner Umgebung weitere Klarheit in dieser Frage zu schaffen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

## I. Material.

Im März und April 1931 wurde im Schloßpark von Schleißheim bei München eine größere Zahl *Erophila*-Pflanzen gesammelt und im Gewächshaus in Kultur genommen. Um dieselbe Zeit konnte auf einer Wiese in der Nähe des Instituts noch eine stark abweichende Form gefunden werden. Dieselbe fand sich verstreut unter einer großen Menge von mehr oder weniger ähnlichen Typen in einer ganzen Anzahl von durchaus in sich einheitlichen Exemplaren. Übergangstypen zwischen den üblichen häufigen und dieser sehr aberranten Rasse konnten nicht gefunden werden. So standen schließlich gegen 400 Pflanzen zur Verfügung. Eine übersichtliche Klassifizierung ergab die schon so oft erwähnten Verhältnisse, daß sich neben einer überwiegenden Anzahl einander nahestehender bis kaum unterscheidbarer Typen eine wesentlich geringere Zahl in vielen Merkmalen deutlich unterschiedener Pflanzen feststellen ließ. Auf diese

1) Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät, II. Sektion, der Universität München.

letzteren wurde nun das Hauptaugenmerk gelenkt und sowohl unter strengster Verhütung einer Fremdbestäubung Samen gewonnen, als auch bereits Material zur Feststellung der Chromosomenzahl fixiert. Dies ging sehr gut an denselben Pflanzen, denn nach mehrmaligem Abschneiden der jungen Infloreszenzen werden immer wieder neue produziert und einer besonders kräftigen Pflanze konnten auf diese Weise über 100 Tochttersprosse entlockt werden. Im April des nächsten Jahres 1932 gelangten dann die Samen von 16 im Vorjahr ausgewählten Typen zur Aussaat. Da die Pflanzen im Freien gezogen wurden, ergab sich durch Erdflöhefraß ein ziemlicher Ausfall, wodurch anfänglich schlechte Keimung vorgetäuscht wurde. Die trotzdem hochgebrachten Exemplare, im ganzen einige Hundert, zeigten innerhalb der einzelnen Typen ein durchaus einheitliches Bild, und es war keinerlei Aufspaltung oder sonstiges auf Heterozygotie der Ausgangspflanzen hindeutendes Verhalten zu entdecken. Aus diesem Material wurden dann zum Zweck einer genaueren Untersuchung vier besonders auffallende Typen ausgewählt. Zufolge äußerer Umstände war die Aussaat des 1931 gewonnenen Samenmaterials erst im April 1932 möglich, wodurch die Blütezeit der Pflanzen in den August verlagert wurde. Die Sommermonate erwiesen sich nun für das Gedeihen als sehr ungünstig und die abnorme Hitze des August setzte den Pflanzen im Gewächshaus so stark zu, daß das aus den Kreuzungen erhaltene Samengut nicht befriedigen konnte. Aus diesem Grunde wurde mit restigen Samen derselben Typen im Oktober eine neue Aussaat gemacht. Die erhaltenen Pflanzen gelangten Anfang Januar 1933 zur Blüte und jetzt erst konnte mit Erfolg gearbeitet werden, wenn auch an besonders trüben Tagen künstliche Beleuchtung nötig war, um die Blüten zur vollen Entwicklung zu bringen. Auch im Jahr 1934, in dem die Bastardgenerationen gezogen wurden, erwiesen sich die ersten Jahresmonate etwa Februar bis April bei Kultur im kalten Gewächshaus für das Wachstum und Blühen von *Erophila* als optimale Bedingung.

Ganz allgemein zeigte sich, daß der Habitus im hohen Grade von den Außenbedingungen, vor allem Lichtintensität, Feuchtigkeit, Temperatur und Bodenzusammensetzung abhängig ist, so daß dieselbe Form im Freien oder im Gewächshaus, im Frühjahr oder im Sommer gezogen, in Größe, Behaarung usw. ganz verschiedenes Aussehen zeigt. Die im folgenden gegebene Charakteristik bezieht sich auf ein Material, das im Februar 1934 im kalten Gewächshaus bei einer Durchschnittstemperatur von etwa 15° C und auf Erde-Sandmischung 1:1 gezogen wurde. Diese Umstände erwiesen sich auch für die Herausdifferenzierung feinerer Unterschiede als optimal. Die Typen sind im weiteren mit der Nummer bezeichnet, die sie in den Protokollen führen.

Die besonders abweichende Form 182 zeichnet sich vor allem durch ihre Größe aus (Fig. 1). Weiterhin ist sie schon durch große runde Kotleiden von den übrigen als Keimlinge unter sich gleichen Typen unterschieden. Das Blatt ist durch eine große, manchmal fast kreisrunde, jedoch immer sehr breite und kurze, vorn abgerundete und deutlich von dem ebenfalls stark verbreiterten ziemlich langen Blattstiel abgesetzte Lamina ausgezeichnet. Die Jugendblätter besitzen eine kreisrunde Spreite. Wenn



weiterhin vom Blatt die Rede ist, sind immer die typischen größten Blätter gemeint. Die Rosette baut sich ja aus einer in sich sehr verschiedenen Blattfolge auf, von den Keimblättern angefangen über die jüngeren, immer charakteristischer werdenden Rosettenblätter bis zur eigentlichen typischen, hier kurzweg als Blatt bezeichneten Form, die auch die maximale Größe der Rosette bestimmt. In der weiteren Folge nach oben wird dann der Stiel immer kleiner, während die Lamina sich verschmälert, zuspitzt und mehr oder weniger stark gezähnt wird und zur Unterscheidung ungeeignet ist. Auch die Behaarung, früher oder später einsetzend, nimmt mit der Blattfolge ständig an Dichte zu. Der Typ 182 zeigt eine besonders an den jüngsten Blättern starke Behaarung, die als wesentliches Merkmal nur aus zwei- und dreigabeligen Haaren gebildet wird. Ein weiterer wichtiger Unterschied gegen die übrigen Typen besteht in der Fähigkeit der jüngsten Blätter der Primärossette, an der Basis eine deutliche, dunkelrote Pigmentierung auszubilden. Allerdings ist diese Eigenschaft stark von Außenbedingungen abhängig, wie schon Rosen fand, und unter den obenerwähnten besonders markant ausgebildet. Sie ist auch zeitlich beschränkt, denn mit dem Hervorsprossen des Laubes der Seitensprosse verschwindet die Färbung. Dieselben Verhältnisse zeigten schon die Blüten, wie auch die sehr samenreichen, öfters dreikarpelligen Schötchen sind ebenfalls durch bedeutende Größe ausgezeichnet, und die Blütenstiele haben die Eigentümlichkeit, sehr weit nach den Seiten auszuladen, so daß sie zur Fruchtreife der Erde mehr oder weniger aufliegen. Sie sind von bedeutender Länge und zeigen häufig eine eigenartige Einkrümmung der knospentragenden Spitzen.



Fig. 1.

Am meisten von 182 verschieden ist Typ 350. Er ist der weitaus kleinste von allen gefundenen Pflanzen. Die älteren Blätter

sind ziemlich schmal und spitz auslaufend mit ungefähr gleichlangem Stiel wie die Lamina, während die jüngeren Rosettenblätter viel breiter werden und mit großen, scharf abgesetzten Randzähnen versehen sind. Sie sind völlig kahl, nur am Rande schwach bewimpert und von fettigem Glanz. Die Blätter der Seitensprosse weisen eine stärkere Behaarung aus fast durchwegs einfachen Haaren auf. Unter anderen Bedingungen setzt die Haarbildung allerdings schon viel früher ein. Die Blüten sind klein und die Sepala fast unbehaart. Die Rosette selbst ist sehr dicht und geschlossen gebaut. — Die beiden übrigen Formen 98 und 224 stehen in der Rosettengröße ungefähr in der Mitte zwischen den beiden ersterwähnten, etwas nach der großen 182 hinneigend. Typ 224 besitzt anfangs sehr schmale, langgestielte Blätter, die späterhin nicht viel breiter werden, dann aber mit kräftigen Zähnen versehen sind. Die Lamina verläuft ganz allmählich in den ziemlich breiten Stiel. Besonders charakteristisch ist die Eigenschaft der Spreite, sich

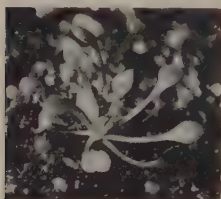


Fig. 2.

im apikalen Teil einzukrümmen, so daß die oft langausgezogene scharfe Blattspitze zur Erde sieht. Dadurch, daß die jüngeren Blätter steil gestellt sind, ergibt sich ein springbrunnenartiges Aussehen der Rosette, während bei dichterem Wuchs im Freien sich das Bild einer Halbkugel bietet. Die Behaarung ist mittelstark und von fast durchwegs einfachen Haaren gebildet. Der letzte Typ 98 hat langgestielte, mit fast runder bis elliptischer Lamina versehene Jugendblätter. Diese ersten Blätter zeigen nun die äußerst charakteristische Eigenschaft, den Blattstiel spiralig entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers zu drehen, wobei die Spreite vertikal gestellt wird (Fig. 2). Die späteren Blätter besitzen eine ziemlich breite, meist abgerundete oder schwach zugespitzte Lamina, die deutlich gegen den ziemlich langen Blattstiel abgesetzt ist. Die Behaarung ist sehr dicht und wird von einfachen und gegabelten Haaren in ungefähr gleichem Verhältnis gebildet, während die Randzähne nur schwach ausgebildet sind.

## II. Zytologische Untersuchungen.

Als Fixierungsgemisch wurde fast durchwegs die Carnoy'sche Lösung (75% absoluter Alkohol und 25% Eisessig) verwendet und als Färbung die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylin-Färbung. Die Schnittdicke betrug im allgemeinen 13  $\mu$ . Das Material, und zwar immer ganze Infloreszenzen im Knospenzustand, wurde zum Teil schon von den Stammpflanzen, zum Teil von den einzelnen jeweils zum Kreuzen verwendeten Pflanzen und als Sammelfixierung von einer größeren Anzahl genommen,

so daß ein größtmögliches Maß von Sicherheit gegeben war. Bei Einlegen an sonnigen, warmen Tagen zeigten sich die besten Erfolge, wobei die Tageszeit selbst keine Rolle spielt.

Zunächst wurden an der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen die Chromosomenzahlen ermittelt, wobei sich ergab, daß die auch äußerlich einander näherstehenden Typen 98, 224 und 350 jeweils  $n = 12$ , der abweichende Typ 182 jedoch  $n = 20$  Chromosomen besitzt. Durch Kontrollzählungen an vegetativen Platten wurde noch weiterhin bewiesen, daß es sich wirklich um die haploide Zahl handle. Flüchtigere Zählungen an fünf weiteren, nahestehenden Typen ergaben ebenfalls mit größter Wahrscheinlichkeit die Zahl  $n = 12$ . Die Chromosomen sind recht klein, und besonders in der Diakinese ist zu erkennen, daß, wie schon Winge hervorhebt, die Gemini sehr verschieden groß sind. Das ist bei dem Typ 182, der wesentlich größere Kerne besitzt als die anderen Formen, besonders stark ausgeprägt. Der Typ 224 besitzt verhältnismäßig geringe Unterschiede in der Chromosomengröße. Besonders sei noch auf die Fig. 1—7 der Tafel I verwiesen, die das Gesagte an Hand von Mikrophotogrammen und Zeichnungen wohl gut veranschaulichen dürften. Alle Stadien der Reduktionsteilung verlaufen vollkommen normal, und es resultieren schließlich bei allen vier Typen lauter gleich große, völlig gesunde Pollenkörner.

Auch die Entwicklung des weiblichen Gametophyten wurde einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Schon auf sehr frühen Stadien ist eine subepidermale Zelle durch besonders großen Nukleolus als Archesporzelle deutlich zu erkennen. Gelegentlich werden auch zwei Zellen angelegt. Es handelt sich um ein typisch tenuinuzellates Ovulum, und eine Deckzelle wird nicht gebildet. Weiterhin durchläuft der Kern die Prophasestadien der heterotypischen Teilung, um dann eine typische Diakinese auszubilden. Diese unterscheidet sich durch nichts von der der Pollenmutterzellen, denn es werden wiederum sehr deutliche Gemini gebildet. Die darauffolgende Reduktionsteilung, welche besonders eingehend untersucht wurde, ließ sich bei allen vier Typen stets deutlich als solche erkennen und zeigte mit voller Sicherheit die haploide Chromosomenzahl, wenn auch eine genaue Zählung bei der nicht allzu großen Anzahl der angetroffenen Äquatorialplatten nicht möglich war. Die Fig. 9—11 Taf. I zeigen die Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle noch an Mikrophotogrammen. In einem Teil der Samenanlagen verläuft der zweite Teilungsschritt normal gleichzeitig in der oberen und unteren Zelle, und es werden vier Makrosporen gebildet, von denen stets die unterste zum Embryosack wird, während



die drei oberen degenerieren. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen pflegen die Integumente den einschichtigen Nuzellus zu umwachsen. In der Mehrzahl der Fälle sieht man jedoch über der chalazalen Makrospore nur zwei atrophierende Zellen liegen. Sehr häufig verspätet sich nämlich der zweite Teilungsschritt in der oberen Dyade, und meistens unterbleibt dann die Wandbildung in der oberen Zelle. Im Extremfall kann auch die Kernteilung unterdrückt werden, so daß dann drei einkernige Zellen entstehen. Wir haben also hier einen Entwicklungsmodus, wie er für manche Orchideen und *Galanthus nivalis* ebenfalls beschrieben ist. Bei *Erophila* sind diese Vorgänge offenbar sehr labil und modifizierbar, aber an der Tatsache der Reduktionsteilung als solcher wird dadurch nichts geändert, da in der unteren Dyade der zweite Teilungsschritt stets durchgeführt wird und sich nie eine andere als die unterste Gonenzelle zum Embryosack entwickelt. Die Fig. 12 und 13 Taf. I und die Fig. 14 Taf. II mögen als Beispiele für die geschilderten Vorgänge dienen. Die Längsachse beider Spindeln fällt durchaus nicht immer mit der Nuzellus-Längsachse zusammen, sondern es wurde auch Schrägstellung beider Spindeln und T-förmige Anordnung beobachtet. In der Verfolgung des weiteren Schicksals der Embryosackmutterzelle wurden alle drei Teilungsschritte öfters gesehen, und es zeigte sich ebenfalls wieder die haploide Chromosomenzahl. Die drei Teilungsschritte bis zum Acht-kern-Stadium verlaufen jeweils synchron, und es tritt auch keinerlei Abweichung vom normalen Entwicklungsgange eines Angiospermen-Embryosackes auf. Aus den acht Kernen entwickeln sich schließlich eine Eizelle, zwei Synergiden, zwei Polkerne und drei Antipoden. Obwohl die Antipoden sehr früh degenerieren, wie bei den Kruziferen ganz allgemein, konnten sie doch öfters beobachtet werden. Damit ist bewiesen, daß im Gefolge der Reduktionsteilung eine normale Entwicklung bis zur Herausdifferenzierung einer haploiden, befruchtungsbedürftigen Eizelle stattfindet. Die Fig. 15—20 Taf. II zeigen die Ausbildung des Embryosackes im einzelnen und sein endgültiges Aussehen.

Jetzt bestand aber immer noch die Möglichkeit, daß die normale Befruchtung durch irgendeinen anderen Vorgang ersetzt sei, wie Nuzellar-Embryonie oder Verschmelzung der Eizelle mit einer Synergide. Um hierüber Klarheit zu bekommen, wurden weitere Untersuchungen angestellt, zunächst an einer nahe verwandten, haploid ebenfalls zwölfs-chromosomigen Form, mit der auch Kreuzungen durchgeführt wurden. Hierbei ergab sich einmal, daß eine Keimung der Pollenkörner auf der Narbe sicher stattfindet. Einer genauen Feststellung der Pollenschläuche innerhalb des Fruchtknotengewebes stehen gewisse Schwierigkeiten im

Wege, da bestimmte Zellstränge des Griffelgewebes sich ebenfalls mit Hämatoxylin sehr dunkel färben und nur schwer von den ebenfalls dunkelgefärbten, sehr schmalen Pollenschläuchen zu unterscheiden sind. Aber in einer Reihe von Fällen ließen sich am kontinuierlichen Verlaufe derartige dunkelgefärbte Längsstränge doch als Pollenschläuche erkennen. In der Fruchtknotenhöhle selbst konnten dunkelgefärbte, der Epidermis entlanglaufende, verschrumpfte Wandreste gefunden werden, die ebenfalls Pollenschlauchstücke darstellen dürften. In einem Fall wurden derartige Reste auch zwischen den Integumenten oberhalb des Eiapparates festgestellt.

Die nächsten Untersuchungen galten nun den Vorgängen im Embryosack selber. Den Bemühungen, die Spermakerne und ihre Verschmelzung mit Eizellen- und Embryosackkern in klaren, beweisenden Bildern zu erhalten, war leider kein Erfolg beschieden. Dies lag vor allem daran, daß, wie ja auch bei anderen Objekten, die Synergiden sich in diesen Stadien meist sehr dunkel färben und auch im Plasma verstreute, kernähnliche, dunkelfarbige Gebilde vorkommen. Übrigens beweist ein in die Eizelle eingedrungener Spermakern noch nicht die weitere Verschmelzung, wie wir seit den Untersuchungen Jörgensens an *Solanum nigrum*-Kreuzungen wissen, bei denen der eingedrungene Spermakern zur Entwicklung einer haploiden Genommutante führt. Wohl aber ließ sich das weitere Schicksal der Eizelle gut verfolgen. Hierbei ergab sich, daß der Embryo nie von einer anderen als der Eizelle selbst gebildet wird. Des weiteren deutete nichts auf eine Verschmelzung mit den Synergiden hin.

Die öfters beobachtete erste Eikernmitose zeigt deutlich bereits die diploide Chromosomenzahl. Bei ihrer Verlängerung nimmt die Eizelle die typische Gestalt mit erweitertem oberen Ende an, wie Fig. 21 Taf. II deutlich erkennen läßt. Ihre weitere Entwicklung geht ganz nach dem Schema von *Capsella* vor sich. Das nukleäre Endosperm wird sehr früh angelegt, und die ersten Teilungen liegen bereits vor dem Entwicklungsbeginn der Eizelle. So brachten also diese Untersuchungen an dem nahe verwandten Typ eine Reihe von Beweisen für eine normale sexuelle Fortpflanzung bei *Erophila* und keinerlei Beobachtungen, die dagegen sprechen würden. Da sich in der Zwischenzeit die experimentellen, im folgenden Teil genauer auszuführenden Resultate ergeben hatten, bestand kein Grund zu der Annahme, daß die vier vornehmlich verwendeten Typen in der Entwicklung des Embryos von dem eben geschilderten Typus abweichen sollten, weshalb von einer Ausdehnung dieser Untersuchungen auf die vier Typen Abstand genommen werden konnte.

### III. Experimentelle Untersuchungen.

Zunächst war hier die Hauptfrage, ob sich eine einwandfreie Kastration wirklich durchführen läßt oder ob die verschiedentlich angegebenen Schwierigkeiten dies tatsächlich in Frage stellen. Dabei ergab sich, daß bei einiger Sorgfalt und Übung eine sichere Kastration ohne weiteres bei allen vier Typen möglich war. Es ist durchaus nicht nötig, besonders alte Knospen zu verwenden, sondern auch ziemlich junge, die erst in einigen Tagen sich öffnen würden, können mit vollem Erfolg benützt werden. Wenn man Verletzungen vermeidet und die Kelchblätter wieder schließt, wachsen die noch jungen Fruchtknoten zur vollen Größe heran, bilden die papillenreiche Narbe aus und sind normal empfängnisfähig. Bei dem Typ 182, der am leichtesten zu kastrieren ist, trat in jedem Fall die normale Entwicklung ein. Nach einigen Tagen öffneten sich die Knospen, breiteten die Petalen aus und waren meist nur durch das Fehlen der Antheren von unberührten Blüten zu unterscheiden. Die Form 350 mit ihren sehr kleinen und zarten Knospen bereitet allerdings größere Schwierigkeiten, da bei zu jungen Knospen Verletzungen oft kaum zu vermeiden sind und die Fruchtknoten dann nicht mehr befruchtungsfähig werden. Aber auch hier konnte durch Auswahl genügend großer, aber doch nicht zu alter Knospen ein befriedigendes einwandfreies Ergebnis erzielt werden. Die von Winge an seinem Material ausgeführten Versuche (1926) können auch in diesem Punkte für die hier in Rede stehenden Typen voll bestätigt werden. Bezüglich der Technik sei bemerkt, daß die Kastrationen bei vierzigfacher Vergrößerung mit einem Spezial-Binokularmikroskop ausgeführt wurden, was die Arbeit sehr erleichterte. Diese Vergrößerung läßt ein Mißlingen infolge Öffnung der Antheren bei älteren Knospen mit aller Deutlichkeit feststellen, da jedes einzelne Pollenkorn gut zu sehen und als solches erkennbar ist. So lassen sich selbst bei öffnungsbereiten Antheren und großer Vorsicht noch einwandfreie Kastrationen ausführen. Wesentlich erleichtert wurde das Arbeiten durch einen eigens konstruierten, verstellbaren Haltearm aus Metall, in dessen gabelförmiges Ende die Infloreszenzachse eingeführt wurde, wodurch einerseits ein festes Widerlager gegeben war, andererseits durch Drehung des Armes seitliche Knospen bequem von oben her zugänglich und beobachtbar waren. Die benützten Nadeln und der Gabelarm wurden durch Erhitzen ständig sterilisiert. Als Beweis dafür, daß sich bei guter Übung und genügender Vorsicht auch mit größerer Knospenzahl einwandfrei arbeiten läßt, sei erwähnt, daß im Januar/Februar 1933 fast 1200 Knospen kastriert und belegt wurden, wobei sich unter rund 1000 aufgezogenen Bastarden nicht ein einziger Fall von Verunreinigung mit eigenen Pollen zeigte. Nachdem sich also die Kastration als gut durchführbar erwiesen hatte, wurde zunächst die Frage gelöst, ob unbelegte Fruchtknoten kastrierter Blüten Samen zu bilden vermögen. Zu diesem Zwecke wurden an allen vier Typen im ganzen über 200 Knospen bearbeitet und in ihrem Verhalten genau verfolgt. Trotzdem, wie eingangs erwähnt, die Fruchtknoten sich völlig normal entwickelten und eine große papillenreiche Narbe zeigten, denn nur absolut gesunde Blüten wurden als Beweis bewertet, wurde in keinem einzigen Falle ein Fruchtsatz ohne vorherige Bestäubung festgestellt. Die Gynäceen bleiben tagelang normal grün, vergrößern sich auch ein wenig, werden aber schließlich doch gelb und vertrocknen ohne eine Spur von Samenbildung. Einen noch schöneren Beweis boten „natürlich“ kastrierte Blüten, wenn man so sagen will, d. h. gelegentlich vorkommende Knospen mit rudimentären Antheren. Auch in diesen Fällen, wo also ohne jeden künstlichen Eingriff die völlig normalen Fruchtknoten unbelegt blieben, erfolgte nie ein Fruchtsatz. Nach tagelangem



Blüten atrophierten sie schließlich genau so wie die künstlich ihres Androeums beraubten Blüten. Damit stand fest, daß das Absterben nicht etwa eine Folge der Behandlung war, sondern seinen Grund in inneren Ursachen haben mußte, eben der Unfähigkeit der Samenanlagen sich ohne Pollenbelegung zu entwickeln. Damit war aber immer noch die Möglichkeit einer bloßen Reizwirkung des Pollens, also von Pseudogamie gegeben. Verschiedene Tatsachen sprachen schon von vornherein gegen diese Annahme. Vor allem werden öfters sehr samenarme Früchte beobachtet, wobei manchmal nur ein Same im Schötchen enthalten ist. Ein Schnitt durch einen solchen Fruchtknoten zeigte, daß sich eine einzige Anlage entwickelt hatte und schon einen ziemlich großen Embryo enthielt, während sämtliche anderen atrophiert waren. Diese Tatsachen dürften mit einer bloßen Reizwirkung des Pollens schwer erklärbar sein, weil nicht recht einzusehen ist, weshalb trotz Reizeinfluß sich nur wenige oder gar ein Same bilden, es sei denn, daß man ein Vordringen des Pollenschlauches bis zur einzelnen Samenanlage als zur Entwicklungsauslösung notwendig annimmt. Wirkliche Klärung in dieser Frage konnte nur das Kreuzungsexperiment bringen, dessen Ergebnisse im folgenden dargestellt sein mögen.

Die vier Typen wurden in folgenden Kombinationen miteinander gekreuzt:

182 × 98	und	98 × 182	98 × 224	und	224 × 98
182 × 224	und	224 × 182	98 × 350	und	350 × 98
182 × 350	und	350 × 182	224 × 350	und	350 × 224.

Die reziproken Kreuzungen wurden jeweils mit demselben Pflanzenpaar durchgeführt und außerdem wurden von jeder älteren Pflanze eine größere Zahl Blüten geselbstet, um zum Vergleich der  $F_1$ -Generationen mit den älteren Pflanzen genau dasselbe Material zur Verfügung zu haben. Zu noch größerer Sicherheit und um jede Täuschung auszuschließen, wurden alle Kombinationen mit Geschwisterpflanzen im ganzen doppelt und dreifach parallel durchgeführt, so daß im Jahre 1934 von jeder Kreuzung zwei bis drei  $F_1$ -Generationen zur Verfügung standen. Es zeigte sich, daß die verschiedenen  $F_1$ -Generationen paralleler Kreuzungen, wie auch die zahlreichen, von mehreren Geschwistern stammenden älteren Pflanzen in sich absolute Übereinstimmung zeigten, so daß die Reinheit der Stammformen außer Zweifel steht. Im einzelnen wurden an jeder Pflanze durchschnittlich 25—30, bei manchen über 40 Bastardschötchen gezogen, so daß eine große Anzahl Samen zur Verfügung stand. Dieselben wurden Anfang November desselben Jahres ausgesät, keimten durchweg ausgezeichnet und gelangten Anfang Februar 1934 zur Blüte. Um ganz sicher vergleichen zu können, wurde selbstverständlich für sämtliche Setzkästen dieselbe Erdmischung verwendet und vor allem die Bastarde mit den Eltern immer reihenweise abwechselnd im gleichen Kasten gezogen, so daß sämtliche Außenbedingungen einschließlich Bodenfeuchtigkeit für die Vergleichsformen dieselben waren. Auch wurden nur Keimlinge mit möglichst unversehrten Wurzeln pikiert, um ein gleichmäßiges

Wachstum zu erzielen. Daß der Typ 350 auf einigen Abbildungen, besonders Fig. 4, Unterschiede in sich zeigt, rührt von Vernichtung



Fig. 3.



Fig. 4.

des Vegetationspunktes durch kleine tierische Schädlinge her, die trotz Erdsterilisation sich breit machen. Die übrigen kräftigeren Formen blieben vom Tierfraß verschont. Als wichtigstes Ergebnis aller Kreuzungen zeigte sich, daß sämtliche Bastardpflanzen mit voller Sicherheit als solche kenntlich waren. Keine einzige Bastardpflanze erwies sich als ein reiner Muttertyp. Damit konnten die aus der Zytologie gewonnenen Erkenntnisse auf experimentellem Wege unzweideutig bestätigt werden. Es besitzen also alle vier oben beschriebenen Typen eine normale sexuelle Fortpflanzung.

Weiterhin waren alle reziproken Bastardpflanzen jeder Kombination unter sich völlig gleichartig, so daß also eine plasmatische Vererbung



Fig. 5.

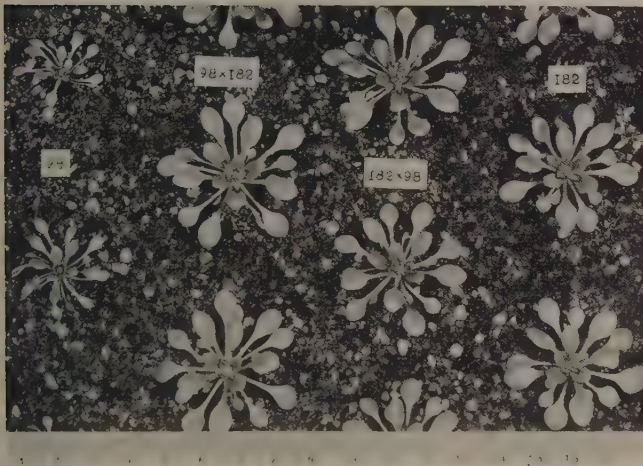


Fig. 6.

nicht hereinspielt. Schließlich zeigten alle Bastarde luxurierendes Wachstum, so daß sie in der Rosettengröße etwas über die Eltern hinausgingen und auch einige Tage früher zur Blüte kamen. Alle diese Tatsachen



sind auf den beigegebenen Photographien wohl gut zu sehen, die sämtlich mit Ausnahme von Fig. 4 zur selben Zeit, nämlich beim Erscheinen der ersten Knospen in der Rosette gemacht wurden.

Damit möge noch eine Einzelbesprechung der Ergebnisse folgen. Das überraschendste Resultat ergaben die drei mit 182 durchgeführten Kreuzungen. Es erwies sich nämlich 182 in nahezu sämtlichen Eigenschaften völlig dominant. Rosettengröße, das Pigmentierungsmaterial, Art und Dichte der Behaarung, Infloreszenzbau, Blüten- und Schötchengröße zeigten sich in keiner der drei Kombinationen irgendwie modifiziert. Wenn man von der Vergrößerung der Rosette über die Elternformen hinaus durch luxurierendes Wachstum und von einer fast unmerklichen, nur vorübergehend in Jugendstadien sich zeigenden Beeinflussung der Blattgestalt absieht, so kann man die Kreuzungen  $182 \times 350$  und  $182 \times 98$  wohl ruhig als zwei Fälle von absoluter Dominanz in sämtlichen Merkmalen bezeichnen. Nicht ganz dasselbe gilt für die Kombination  $182 \times 224$ . In diesem Falle zeigt sich eine, wenn auch nicht sehr starke, so doch deutliche Beeinflussung der Blattform. Die Lamina ist durchwegs etwas schmaler und verlängert und viel schwächer gegen den ebenfalls stark verlängerten Blattstiel abgesetzt als beim Elter 182. Auch zeigen die inneren Blätter die Tendenz, in die Höhe zu wachsen und lassen in jüngeren Stadien das Einkrümmungsmerkmal der 224 etwas zum Vorschein kommen. Bezüglich des Gesagten sei auf die Fig. 3—6 und hier auf die überall gut sichtbare Pigmentierung der Blattbasen im Rosettenzentrum hingewiesen. Wäre nicht schon durch das gleichartige Verhalten der reziproken Kreuzung der Einwand, diese völlige Dominanz sei vielleicht durch apomiktische Fortpflanzung zu erklären, hinfällig geworden, so hätte die beim Blühen zutage tretende fast völlige Sterilität die Bastardnatur dieser Pflanzen sicher bewiesen. Ein großer Teil der Blüten ergab überhaupt keine Früchte und die übrigen nur einen, selten zwei oder mehr Samen. Die Untersuchung der Pollenbildung ergab eine ganz unregelmäßige Reduktionsteilung, was bei der Verschiedenheit der Chromosomenzahlen 20 und 12 nicht verwunderlich ist. Es bleiben mehr oder weniger Chromosomen in der Spindel liegen, und wenn überhaupt Tetraden gebildet werden, sind die einzelnen Pollenkörner verschieden groß und offenbar funktionsunfähig. Daneben werden aber sehr große, normal aussehende Pollenkörner erzeugt, die wohl aus Restitutionskernen hervorgehen dürften. Fig. 8 Taf. I zeigt eine derartige unregelmäßige Reduktionsteilung aus der Kreuzung  $182 \times 350$  und Fig. 22 Taf. II gibt ein Bild des Pollens vom  $182 \times 224$  F<sub>1</sub>-Bastard. Da die Pflanzen eine große Menge von Blüten produzierten, konnte

doch eine ganze Anzahl Samen von einem Exemplar geerntet werden. Außerdem wurden noch von einer großen Anzahl Pflanzen die Samen gemeinsam eingesammelt. Auch Rückkreuzungen wurden angestellt, und zwar von  $182 \times 224$  mit beiden Eltern und von  $182 \times 350$  mit dem Elter 182 allein. Hierbei ergab sich, daß bei Benützung des Bastardes als Mutterpflanze trotz des gesunden Elternpollens kein Fruchtansatz erfolgte, wohl aber, wenn der Bastard als Pollenpflanze diente. Hieraus geht wohl hervor, daß infolge der unregelmäßigen Teilung fast sämtliche Samenanlagen entwicklungsunfähig sind, bis auf solche, die einen nicht-reduzierten Embryosack besitzen. Da unter der großen Zahl zur Be-

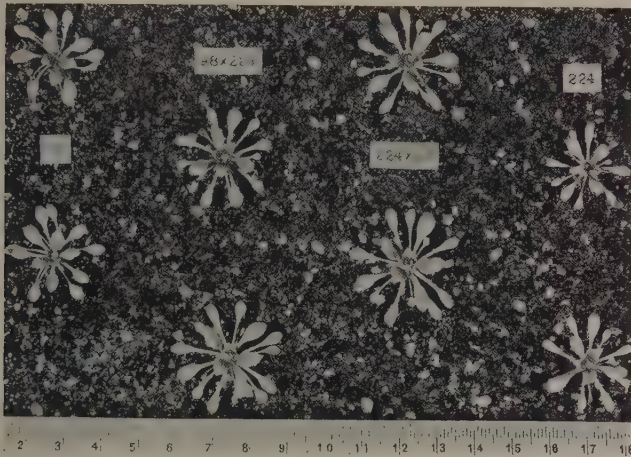


Fig. 7.

stäubung verwendeter Pollenkörner sich auch wohl immer eine Anzahl nichtreduzierter befindet, erklärt sich der gute Ansatz bei Verwendung des Elters als Samenpflanze. Durch Aussaat der gewonnenen Samen und weitere zytologische Untersuchungen können diese Annahmen geprüft werden.

Endlich sind noch die drei übrigen Kreuzungen zu besprechen. In der Verbindung  $98 \times 224$  erwies sich das Drehungsmerkmal von 98 als rezessiv, wogegen seine Blattgestalt dominierte. Das Krümmungsmerkmal der Blattspitzen von 224 zeigte sich fast völlig dominant. Die Behaarungsstärke war deutlich intermediär, was beim Vergleich der fast unbehaarten Blütenknospen von 224 einerseits mit den dicht-behaarten von 98 andererseits besonders deutlich hervortrat. Auch in der Kreuzung  $98 \times 350$  erwies sich die Spiraldrehung der Jugendblätter von 98 als rezessiv, während sich die Behaarung an Blättern und

Knospen wieder deutlich intermediär zeigte. Die Blätter waren nur wenig schmaler und glichen in ihrer Gestalt ganz dem Elter 98, der auch in der Rosettengröße über die kleine 350 dominierte. In der Zusammenstellung  $224 \times 350$  erwies sich der Typ 224 in Größe, Behaarung und Blattkrümmung als dominant über 350. Bezüglich dieser Ergebnisse sei auf die Fig. 7 und 8 hingewiesen. Von Interesse war endlich die Frage, wie sich die drei letztgenannten Bastarde zwischen den drei gleichchromosomen Eltern hinsichtlich ihrer Fertilität verhalten würden. Es zeigte sich, daß sämtliche Pflanzen normale Fruchtbildung aufwiesen und von Februar bis Mitte Mai unaufhörlich normale, samenreiche Schötchen produzierten, ja, daß ihre Blühkraft über die der Eltern

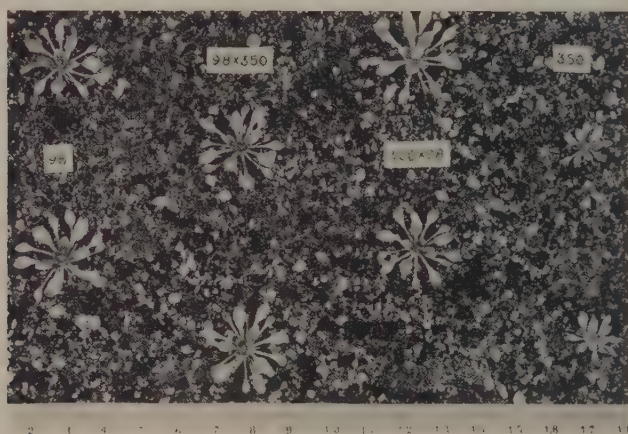


Fig. 8.

hinausging. Da einige hundert Schötchen von einer Pflanze getragen wurden, so lassen sich unter günstigen Bedingungen schätzungsweise bis gegen 10000 Samen gewinnen, womit schon eine umfangreiche Bastardanalyse möglich ist.

#### IV. Die Deutung der vorliegenden Ergebnisse für das *Erophila*-Problem.

Aus einer überschauenden Betrachtung aller dargestellten Ergebnisse geht vor allem hervor, daß die von Winge an seinem Material gefundenen Tatsachen bei dem in der Münchener Umgebung gesammelten vier Typen der *Erophila verna* in allen vergleichbaren Einzelheiten bestätigt werden konnten. Besonders gilt dies bezüglich der Frage der



Apogamie und des Verhaltens der  $F_1$ -Generation aus verschieden-chromosomigen Kreuzungen. Seine Beobachtung einer stärkeren Beeinflussung dieser Generation durch den Elter mit höherer Chromosomenzahl in der Gattung *Erophila* fand sich in der nahezu absoluten Dominanz der 20-chromosigen Form 182 ebenfalls verwirklicht. Weiter konnte seine Vermutung, daß es sich bei den Rosenschen vollfertilen Kreuzungen um gleichchromosomige Eltern gehandelt habe, durch die normale Pollenbildung und reichliche Samenproduktion der Bastarde aus den drei 12-chromosomigen Typen 98, 224 und 350 bestätigt werden. Die an vielen Fundorten gemachte Feststellung bezüglich des Vorkommens weniger sehr abweichender Formen unter sehr vielen ähnlichen und kaum unterscheidbaren zeigte sich auch am Material der hiesigen Fundplätze. Dabei scheinen, wie nebenbei vorgenommene Zählungen wahrscheinlich machten, alle diese einander näherstehenden Formen die Zahl  $n = 12$  aufzuweisen. Daß sich sämtliche in Kultur genommenen Typen als erblich konstant und gute reine Linien erwiesen, ist bei der hochgradigen Autogamie von *Erophila* — die Antheren öffnen sich stets bereits im Knospenzustand der Blüte — nicht weiter verwunderlich. Andererseits ist die Möglichkeit gelegentlicher Kreuzungen sicher gegeben, wobei die obenerwähnten manchmal auftretenden Blüten mit normalem Gynäzeum und rudimentären Antheren eine besonders günstige Gelegenheit bieten dürften. Wenn auch Insektenbesuch bei *Erophila* im allgemeinen eine geringe Rolle spielen mag, so braucht er doch nicht ganz zu fehlen. An überzähligem Pflanzenmaterial, das im ungeschützten Gewächshaus stand, wurden eines Tages größere Fliegen entdeckt, die den spärlichen Nektar vom Blütengrund holten. So erhält die von Rosen gemachte und von Winge ebenfalls vertretene Annahme der Entstehung der vielen Typen in der Natur durch gelegentliche, wenn auch nicht sehr häufige Bastardierung eine festere Basis.

### V. Zusammenfassung.

An vier aus der Münchener Umgebung stammenden neuen, deutlich verschiedenen Typen von *Erophila verna* wurden in den Pollenmutterzellen Chromosomenzählungen vorgenommen. Hierbei ergaben die Typen 98, 224 und 350 die haploide Zahl  $n = 12$ , während die am weitesten abweichende Form 182  $n = 20$  aufwies. Weiterhin ergab auch die Untersuchung der Samenanlagenentwicklung von der Archesporozelle bis zum fertigen Embryosack das Vorhandensein einer völlig normalen Reduktionsteilung bei allen vier Formen. Die chalazale Gone entwickelt sich stets zu dem völlig normalen achtkernigen Embryosack. Die weitere

Entwicklung der befruchteten Eizelle folgt ebenfalls ganz dem Schema von *Capsella*. Durch zytologische Untersuchung ergab sich also kein Hinweis auf apomiktische Fortpflanzung.

Das Vorhandensein einer normalen sexuellen Fortpflanzung konnte auch experimentell bewiesen werden. Bei einer großen Zahl kastrierter und normal empfängnisfähiger Blüten erfolgte ohne Pollenbelegung niemals eine Samenbildung. Schließlich wurden die vier Typen in sechs Kombinationen und jeweils reziprok gekreuzt. Die  $F_1$ -Pflanzen waren in sich uniform und die reziproken Bastarde ebenfalls völlig gleichartig. Im einzelnen zeigte der 20-chromosomige Typ 182 gegenüber 98 und 350 mit je 12 Chromosomen nahezu absolute Dominanz in sämtlichen Merkmalen, lediglich in Kreuzung mit 224 ergab sich eine deutliche Beeinflussung der Blattgestalt. Die übrigen gleichchromosomigen Verbindungen wiesen in der  $F_1$ -Generation neben dominanten Eigenschaften auch deutlich intermediäre auf. Diese  $F_1$ -Pflanzen waren auch vollfertil und bildeten ganz normale Pollenkörner. Die Bastarde mit dem 20-chromosomigen Elter 182 brachten infolge gestörter Reduktionsteilung neben sehr großen, auch viele degenerierte kleine Pollenkörner hervor und erwiesen sich als fast ganz steril. Rückkreuzungen brachten nur dann guten Samenansatz, wenn der Bastard als Pollenpflanze benutzt wurde, im umgekehrten Fall zeigte sich praktisch kein Erfolg.

Zum Schlusse sei meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Hirmer, für die Überlassung der Arbeit und stets hilfsbereite Förderung bei ihrer Ausführung, sowie auch Herrn Professor von Wettstein für manchen guten Rat mein herzlichster Dank ausgesprochen.

### Literatur.

- Bannier, J. P., Untersuchungen über apogame Fortpflanzung bei einigen elementaren Arten von *Erophila verna*. Rec. des trav. botaniques néerlandais **20** (1923).  
 Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.  
 Lotsy, J. P., Has Winge proved, that *Erophila* is not apogamous? *Genetica* **8** (1926).  
 Renner, O., Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft, II, A, 1929.  
 Rosen, F., Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der *Erophila verna*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28** (1910).  
 — — Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen **10** (1911).  
 — — Das Problem der *Erophila verna*. Bibliotheca genetica **1** (1925).  
 Rosenberg, O., Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft, II, L. 1930.  
 Winge, O., Das Problem der Jordan-Rosenschen *Erophila*-Kleinarten. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen **14** (1926).  
 — — A case of Amphidiploidy within the collective species *Erophila verna*. *Hereditas* **18** (1933).

## Tafelerklärung.

### Tafel I.

- Fig. 1: Pollenmutterzelle von 182 in Diakinese. 2070  $\times$ .  
 „ 2 und 3: Pollenmutterzellen von 224 in Metaphase der heterotypischen Teilung. 2070  $\times$ .  
 „ 4: Pollenmutterzelle von 350 in demselben Stadium. 2070  $\times$ .  
 „ 5: Dasselbe an einer Pollenmutterzelle von 98. ca. 2700  $\times$ .  
 „ 6: Ebenso eine Pollenmutterzelle von 182. ca. 2700  $\times$ .  
 „ 7: Pollenmutterzelle von 182 in Diakinese. ca. 3000  $\times$ .  
 „ 8: Homöotypische Anaphasen des Bastardes 182  $\times$  350. ca. 2500  $\times$ .  
 „ 9: Makrosporen-mutterzelle von 224 in Anaphase der Reduktionsteilung. 1250  $\times$ .  
 „ 10: Zwei Samenanlagen von 182 in Reduktionsteilung. Metaphasen des ersten und zweiten Teilungsschrittes mit deutlich haploider Chromosomenzahl. 1000  $\times$ .  
 „ 11: Reduktionsteilung von 182. Die obere Dyadenzelle verspätet erst in Metaphase gegenüber der unteren. 1000  $\times$ .  
 „ 12: Samenanlage von 224 mit Embryosackmutterzelle und den drei degenerierenden Makrosporen. Links davon eine zweite ungeteilte Archesporzelle. 900  $\times$ .  
 „ 13: Samenanlage von 182 mit ungeteilter zweikerniger oberer Zelle. 900  $\times$ .

### Tafel II.

- Fig. 14: Samenanlage von 350 mit drei einkernigen Makrosporen. In der oberen Dyadenzelle unterblieb auch die Kernteilung. 576  $\times$ .  
 „ 15: Zweikerniger Embryosack von 182. 810  $\times$ .  
 „ 16: Zweiter Teilungsschritt mit Telophasen bei 98. 702  $\times$ .  
 „ 17: Vierkernstadium von 182. 810  $\times$ .  
 „ 18: Dritter Teilungsschritt mit Ana- und Telophasen von 182. 765  $\times$ .  
 „ 19: Fertiger Embryosack von 350 mit Synergiden, Polkernen und drei kleinen Antipoden. 630  $\times$ .  
 „ 20: Zwei Samenanlagen von 224, je mit Eiapparat und Polkernen. 423  $\times$ .  
 „ 21: Auswachsene, befruchtete Eizelle von 74. 810  $\times$ .  
 „ 22: Pollenbild des  $F_1$ -Bastardes von 182  $\times$  224. ca. 180  $\times$ .



# Über die Anatomie und die morphologische Natur der Bandblätter der Alismataceen.

Von Fritz Jürgen Meyer.

Mit 7 Abbildungen im Text.

---

Die Auffassung, daß es sich bei den bandförmigen Blättern, welche bei vielen Monokotyledonen als Primärblätter auftreten, um Phyllodien handle, wurde bereits von Goebel (1893, S. 284) entschieden abgelehnt, da diese Blätter nicht reduzierte, sondern rudimentäre Organe seien, bei denen eine Differenzierung von Blattstiel und Spreite noch gar nicht stattgefunden habe. Stützen für diese von Goebel auch später in seiner Organographie vertretenen Anschauung bieten einerseits die Entwicklungsgeschichte des einzelnen Blattes, andererseits das Studium der Aufeinanderfolge der Blattformen an der Keimpflanze (Goebel, 1880, S. 835, 836). Speziell für die Alismataceen und auch für die Pontederiaceen und Potamogetonaceen hebt Goebel (1913, S. 397) hervor, daß die bandförmigen Blätter meist durch Zwischenstufen in die höhere, mit Stiel und Spreite versehene Blattform übergehen. Anatomische Untersuchungen an einigen Alismataceen zeigten mir nun, daß auch bei Blättern, welche äußerlich noch durchaus die typische Bandform aufweisen, bereits im inneren Bau die Differenzierung in Stiel und Spreite deutlich begonnen hat, so bei *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. f. *zosterifolius* Fries (Fr. J. Meyer, 1932a, S. 367) und bei *Rautanenia Schinzii* Buchenau (Fr. J. Meyer, 1932c, S. 62); und ebenso sind auch bei einigen Potamogetonaceen, wie z. B. *Potamogeton acutifolius* Link und *P. sparganiiifolius* Laest., die inneren Strukturen im unteren und oberen Teil der Blätter verschieden (Fontell. 1909, S. 85, 86; Solereder-Meyer 1933, S. I. 82).

Bei der Vorbereitung auf die Bearbeitung der Alismataceen in der „Systematischen Anatomie der Monokotyledonen“ habe ich daher der Frage, inwieweit die bandförmigen Blätter und die ersten morphologisch erkennbaren Übergangsformen zum Spreitenblatt schon anatomische Differenzierungen besitzen, ein besonderes Augenmerk gewidmet. Dabei kam mir sehr zustatten, daß Herr Prof. Dr. Franz X. Mayr (Eichstätt)

mir Aufzeichnungen über seine vor mehr als 20 Jahren unter Solereder ausgeführten, aber bisher unveröffentlichten Untersuchungen an einigen bandförmigen Alismataceenblättern (*Alisma plantago* var. *arcuatum* f. *angustissimum*, *Elisma natans* f. *terrestris*, *Damasonium alisma* f. *graminifolium* und *Sagittaria sagittifolia*) in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte. Somit ist es mir möglich geworden, im Folgenden auf Grund der schon früher veröffentlichten Ergebnisse (Fr. J. Meyer 1932a, c) und der Untersuchungen Fr. X. Mayrs an den genannten europäischen Arten und meiner eigenen Untersuchungen an außer-europäischen Arten der Gattungen *Sagittaria* jetzt eine Übersicht über die anatomischen Strukturen der Bandblätter und der bandblattähnlichen Übergangsformen in Hinblick auf die oben gestellte Frage zu geben.

Um bei der Darstellung der anatomischen Befunde nach Möglichkeit weit-schweifige Wiederholungen zu vermeiden, gebe ich im Folgenden zunächst nur von *Sagittaria Eatonii* eine in allen wichtigen Punkten bis ins Einzelne gehende Beschreibung und schließe daran sofort einen Vergleich von *S. Eatonii* mit den früher untersuchten Spreitenblättern anderer Alismataceen an. Erst dann lasse ich die Betrachtung der übrigen Gattungen und Arten in möglichst kurzer Form folgen, da diese im wesentlichen nur dazu dienen, die Ergebnisse der Untersuchung von *S. Eatonii* auf eine breitere Basis zu stellen und sich nur geringe Erweiterungen für den Vergleich aller Bandblätter ergeben.

Bezüglich der Anordnung der folgenden Darstellungen sei noch vorausgeschickt, daß bei allen untersuchten Arten die einzelnen Gewebe jedesmal durch das ganze Blatt hindurch verfolgt werden sollen, da so der Vergleich der verschiedenen Regionen leichter zu gewinnen ist, als dies bei zusammengefaßter Beschreibung der einzelnen Regionen möglich wäre.

### I. *Sagittaria Eatonii* Smith.

Die Blätter dieser Art zeichnen sich durch ihre schlanke Bandform besonders aus und könnten somit am ehesten als Phyllodien angesprochen werden, wie auch aus Buchenaus Diagnose (1903, S. 54, „folia phyllodina“) hervorgeht. Überdies ist die Bandblattform bei dieser Art die vorherrschende und wird im allgemeinen sogar als endgültige Form auch von alten Pflanzen beibehalten („raro laminam lanceolato-linearem . . . gerentia“, Buchenau l. c.). Das einzige morphologische Merkmal, welches auf die Differenzierung in Stiel und Spreite hindeuten könnte, ist das allmähliche Dünnerwerden gegen die Spitze zu („sensim attenuata“).

Zur Untersuchung standen mir aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Nymphenburg stammende Blätter zur Verfügung, welche alle noch die „phyllodine“ Form zeigten; die für die folgende Darstellung ausgewählten Blätter waren durchschnittlich 10 cm lang und knapp 3 mm breit, und erst etwa 2½ cm unter der Spitze begannen sie allmählich schmaler zu werden, bis sie schließlich in eine ziemlich schlanke Spitze endigten.

## A. Der anatomische Bau des Bandblattes.

### 1. Die Epidermen.

Die Form der Epidermiszellen in der Flächenansicht ist für die verschiedenen Regionen des Blattes in der Fig. 1 wiedergegeben. All-

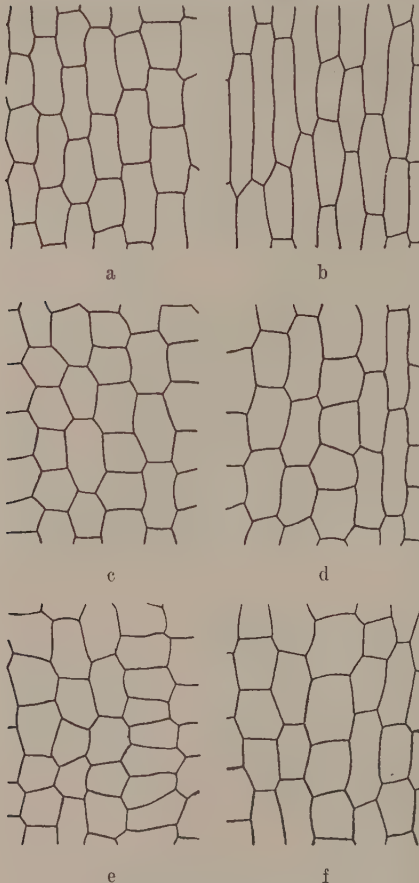


Fig. 1. *S. Eatonii*. Epidermis in der Flächenansicht. a und b 2 cm über der Basis des Blattes; c und d in der Mitte des Blattes; e und f 1 cm unter der Blattspitze; a, c und e von der Oberseite; b, d und f von der Unterseite des Blattes. Vergr. 140fach.

gemein sind die Epidermiszellen in Längsreihen angeordnet, welche nur sehr selten unterbrochen werden; ihre Form ist polygonal, zuweilen annähernd rechteckig bis quadratisch, und ihre Seitenränder sind gerade oder nur leicht gebogen. Unterschiede der Form zeigen sich nur bezüglich des Streckungsverhältnisses; da über den peripherisch gelagerten Leitbündeln und auch sonst an den Ansatzstellen der Lakunenscheidewände die Zellen stets besonders schmal und lang sind (vgl. Fig. 1d rechts und Fig. 2), so sind in dem folgenden Vergleich nur die Epidermiszellen über den äußeren Lakunen bzw. über dem zwischen diesen und den Epidermen liegenden einschichtigen Mesophyll zu berücksichtigen: Im unteren Teil des Blattes sind die oberseitigen Epidermiszellen 2—3mal so lang wie breit (Fig. 1a), die der Unterseite sowohl schmäler als auch länger, so daß Streckungsverhältnisse bis zu 7:1 beobachtet wurden (Fig. 1b). In der Mitte des Blattes sind die Zellen beiderseits kürzer und

beiderseits etwa gleich breit, dagegen oberseits bereits häufig isodiametrisch (Fig. 1c), unterseits zu allermeist noch etwas längsgestreckt (bis



2:1, Fig. 1d). Im oberen Teil des Blattes gleicht die unterseitige Epidermis (Fig. 1f) im wesentlichen noch derjenigen der Blattmitte, während auf der Oberseite oft sogar Reihen von quergestreckten Zellen auftreten (Fig. 1e), deren Breitendurchmesser doppelt so groß wie der Längsdurchmesser sein kann; in der schmalen Blattspitze finden sich in beiden Epidermen auffälligerweise wieder fast ausschließlich sehr langgestreckte Zellen, was jedoch darauf zurückzuführen ist, daß hier die Leitbündel sehr dicht zusammenrücken und das Mesophyll entsprechend reduziert ist.

Im Querschnitt sind die Epidermiszellen der untersten Region (2 bis 4 cm über der Basis) mindestens so hoch wie breit oder höher; über den Ansatzstellen der Lakunenscheidewände und zwar besonders dort, wo die kleinen peripherischen Leitbündel verlaufen, sind sie jedoch viel schmäler und meist auch bedeutend niedriger als über den Lakunen (Fig. 2). Ihre Wände sind sämtlich unverdickt, nur die Außenwand erscheint durch die Kutikula ein wenig dicker. Lediglich einige Epidermiszellen, welche die Blattränder umsäumen, zeichnen sich durch stärkere Außenwände aus (Hydropoten, s. unten S. 389). Im untersten Teile ( $\frac{1}{2}$  cm über der Basis) ist das Blatt scheidenförmig erweitert; außerhalb der Randleitbündel setzt sich beiderseits ein dünner Saum an, der nur aus den beiden Epidermen besteht. Die Epidermiszellen der verschiedenen Seiten schieben sich hier mit ihren inneren keilförmigen Seiten zwischen einander; die Zellgröße wird

gegen den Rand des Saumes immer kleiner. In der Mitte des Blattes fehlen bereits Epidermiszellen, deren Höhe die Breite übertrifft, vielmehr ist manchmal die Breite größer als die Höhe; oben (2 cm unter der Spitze) überwiegen schließlich sogar die flachen Epidermiszellen an Zahl. Am Blattrand treten in der Mitte noch die gleichen Epidermiszellen mit verdickter Außenwand auf, nach der Spitze zu verschwindet jedoch diese Verdickung.

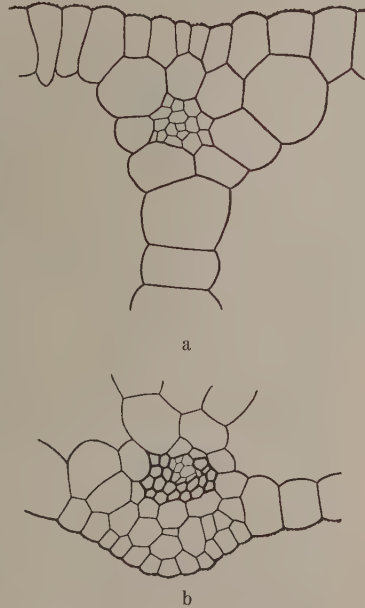


Fig. 2. *S. Eatonii*. Epidermis und peripherische Leitbündelchen im Querschnitt. 2 cm über der Blattbasis. a von der Blattoberseite; b von der Blattunterseite. Vergr. 245fach.

Die Kutikula ist in allen Teilen des Blattes sehr dünn und mit besonders im Querschnitt (Fig. 2 u. 3) deutlich erkennbaren Buckelchen besetzt, welche in der Flächenansicht unregelmäßig verteilt sind.

Spaltöffnungen sind nur im obersten Teile des Blattes und auch hier nur ziemlich vereinzelt zu finden. Ihre Schließzellen sind äußerst

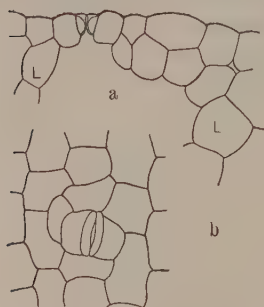


Fig. 3. *S. Eatonii*. Oberer Teil des Blattes etwa 2 cm unter der Spitze. a Querschnitt durch Epidermis mit Spaltöffnung, Lakunenscheidewände (L) und subepidermale Mesophyllzellen; b Epidermis mit Spaltöffnung in der Flächenansicht. Vergr. 140fach.

schmal und etwa  $\frac{3}{4}$  so hoch wie die Nebenzellen und die gewöhnlichen Epidermiszellen (Fig. 3). Im Querschnitt sind starke hörnchenförmige Vorhofleisten zu erkennen, dagegen fehlen die sonst bei den Alismataceen ausgebildeten Hinterhofleisten. Die Spalte sind durch Aneinanderstoßen der Vorhofleisten und durch Aufeinanderliegen der verdickten Bauchwände an Stelle der Zentralspalte geschlossen. Die Kutikula zieht sich über die gesamte freie Oberfläche der Schließzellen hinweg und endet in der inneren Atemhöhle an der Grenze gegen die Nebenzellen. Die Form der Nebenzellen in der Flächenansicht ist sehr verschieden und weicht meist von derjenigen der ge-

wöhnlichen Epidermiszellen nur wenig ab; trotzdem sind die Nebenzellen an ihrer Lage und geringeren Größe als solche stets zu erkennen.

## 2. Das Mesophyll.

Das Mesophyll ist in allen Teilen des Blattes lakunös. Zahl und Anordnung der Lakunen ist entsprechend dem Wechsel der Querschnittsform des Blattes verschieden. Zu unterst ( $\frac{1}{2}$  cm über der Basis) liegen neben dem Mittelnerven fünf Lakunen übereinander, und nach den Seiten gegen den scheidenförmigen Blattsaum zu nimmt ihre Schichtenzahl ab bis auf eine, und dann folgt seitlich der bereits oben erwähnte Blattsaum, der ohne Lakunenbildung auf die beiden Epidermen beschränkt ist. Im übrigen (2—4 cm über der Basis) beträgt die Zahl der Lakunen, die neben dem Mittelnerven übereinander liegen, vier, die der Lakunen am Rande zwei bis eine. Die Weite der Lakunen nimmt von der Mitte gegen die Ränder im allgemeinen ab; nur in der Medianebene finden sich auch einige kleinere Lakunen subepidermal. Mit zunehmender Abflachung des Blattes geht die Zahl der Lakunen zwischen den Epidermen am Mittelnerven zunächst in der Blattmitte auf drei, oben schließlich auf zwei

zurück und am Rande auf eine. In der Blattbreite können, abgesehen von der Spitze, überall etwa 20 Lakunen nebeneinander gezählt werden. Die Lakunenscheidewände sind in allen Regionen einschichtig; ihre Zellen sind längsgestreckt und schließen lückenlos aneinander.

Zu unterst ist das Mesophyll auf die Lakunenscheidewände beschränkt. In der Mitte des Blattes treten bereits hier und da auch einige subepidermale Mesophyllzellen neben den Ansatzstellen der Lakunenscheidewände auf, am Blattrand sogar in größerer Menge; und im oberen Teile des Blattes wird sowohl oberseits wie unterseits eine fast nirgends unterbrochene subepidermale Zellschicht entwickelt (Fig. 3a, Unterbrechung durch eine innere Atemhöhle). Sonst ist jedoch eine Anreicherung des Mesophylls nicht zu beobachten.

Die Diaphragmen, welche die Lakunen in Abständen von 2—3 mm quer durchsetzen und zwar alle oder wenigstens die meisten in gleichem Querschnitt, zeigen überall den gleichen Bau (Fig. 4). Ihre Zellen sind unregelmäßig polygonal mit engen Eck- und Seitenwandinterzellularen, welche meist die Form quer zur Wand gestellter Schlitzze zeigen und deren Zahl zwischen einer und fünf schwankt; gelegentlich fehlen aber auch an kurzen Seitenwänden die Interzellularen und sogar die Eckinterzellularen, was bisher für die Diaphragmen der Alismataceen nicht bekannt war. Die Wände der Diaphragmenzellen sind stets dünnwandig. Wie in Blattlängsschnitten zu erkennen ist, sind die Diaphragmen einschichtig. Einzelne Diaphragmen werden von Leitbündelanastomosen und auch von Milchsaftgängen durchquert, welche von lückenlos aneinanderschließenden parenchymatischen Zellen umgeben sind; aber auch in diesen Fällen ist die Einschichtigkeit der Diaphragmen seitlich von den genannten Quersträngen gewahrt und die Zellen solcher Diaphragmen gleichen denjenigen der gewöhnlichen Diaphragmen (im Gegensatz zu der verschiedenen Ausbildung anastomosenfreier und anastomosenführender Diaphragmen bei den Sparganiaceen, vgl. Fr. J. Meyer 1933b, S. 197ff.).

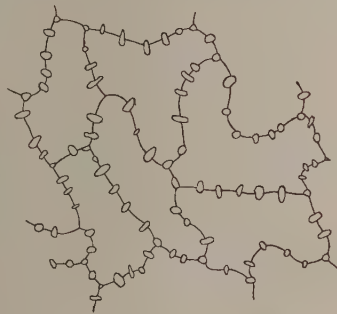


Fig. 4. *S. Eatonii*. Diaphragmenzellen aus dem oberen Teile des Blattes. Vergr. 325fach.

### 3. Die Leitbündel und die Milchsaftgänge.

Das Leitbündelsystem zeigt auf verschiedener Höhe des Blattes wieder einige zwar nicht sehr auffällige, aber doch ganz bemerkenswerte



Strukturunterschiede. In jedem Querschnitt ist eine Reihe von größeren Leitbündeln vorhanden, welche in einer mittleren Ebene (ziemlich genau mitten zwischen der oberseitigen und der unterseitigen Epidermis) verlaufen; überdies treten in mehr oder weniger großer Zahl noch peripherische Leitbündel auf, welche von den Epidermen nur durch wenige Parenchymzellen, aber nie durch Lakunen getrennt sind. Die Zahl der mittleren Leitbündel beträgt einschließlich der Randleitbündel in fast der ganzen Erstreckung des Blattes fünf oder in besonders breiten Blättern auch sieben; erst ganz dicht unter der Spitze wird sie durch Verschmelzung

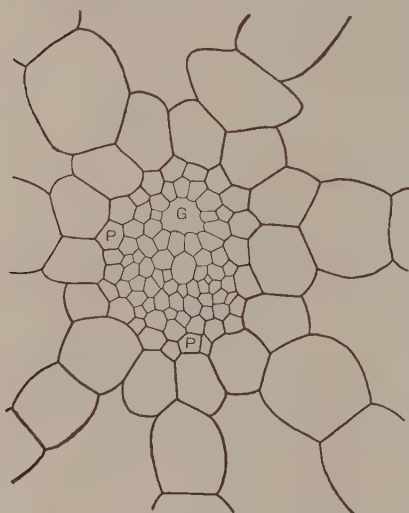


Fig. 5. *S. Eatonii*. Hauptleitbündel (Mittelnerv) aus dem unteren Teile des Blattes (2 cm über der Basis) mit Gefäßgang (G) und Parenchymseide (P). Vergr. 280fach.

der seitlichen Leitbündel bis auf drei reduziert. Die Zahl der peripherischen Leitbündel geht schneller zurück: unten liegt eins oberseits über dem Mittelnerven, fünf unterseits und zwar je eins unter dem Mittelnerven und den beiden benachbarten Nerven 1. Ordnung und je eins zwischen dem mittelsten und den beiden äußeren; das oberseitige Leitbündel ist auch noch in der Blattmitte vorhanden, fehlt dagegen im obersten Teil des Blattes (2 cm unter der Spitze); von den unterseitigen sind in der Blattmitte nur noch die drei den inneren Leitbündeln vorgelagerten übrig geblieben, in dem oberen Teil nur noch das mittelste.

Der Bau der Leitbündel zeigt trotz der teils sehr starken

Reduktion ebenfalls beachtenswerte Unterschiede in verschiedener Höhe des Blattes: Das Hauptleitbündel in der Mitte des Querschnittes (Fig. 5) enthält im unteren Teile des Blattes (2 cm über der Basis) auf seiner Oberseite einen nicht sehr weiten Gefäßgang (in Fig. 5 bei G) von durchschnittlich 20  $\mu$  Durchmesser, welcher von besonders zartwandigen Zellen epithelartig umgeben wird; im übrigen enthält das Leitbündel nur dünnwandige Elemente, welche nur wenig derber sind als die Zellen des Gefäßgangepithels; ganz unten ( $\frac{1}{2}$  cm über der Basis) sind an Stelle des Gefäßganges noch 2 bis 3 enge Tracheen mit deutlichen Wandverdickungen erhalten geblieben. Als Leitbündelseide findet sich in dem ganzen

unteren Teile des Blattes eine ringsum gleichmäßig entwickelte Schicht aus kleinen Parenchymzellen (in Fig. 5 bei *P*), welche sich von den parenchymatischen Zellen des lakunösen Mesophylls deutlich absetzen. Die übrigen inneren Leitbündel sind etwas kleiner und besitzen auch zu unterst keine Tracheen mehr, sonst aber gleichen sie dem Hauptleitbündel. In der mittleren Region des Blattes enthält das Hauptleitbündel auf der dem Siebteil zugekehrten Seite des Gefäßganges zwei enge Tracheen, während die übrigen nur einen engen Gefäßgang besitzen; die Parenchym-scheide ist hier auf der Ober- und Unterseite der Leitbündel durch eine einfache Sklerenchymschicht ersetzt. Im oberen Teil des Blattes ist als weitere Abweichung das Vorkommen von kleinen Tracheen an Stelle des Gefäßganges und die Verstärkung des Sklerenchymbelages der Randleitbündel zu verzeichnen, welcher auch auf der dem Blattrande zugekehrten Seite stark entwickelt ist.

Die peripherischen Leitbündel sind reduzierte Formen mit nur dünnwandigen Elementen und ohne Gefäßgänge (Fig. 2); das oberseitige ist unten frei von sklerenchymatischen Elementen, in der Mitte des Blattes von einem außenseitigen Sklerenchymbelag bedeckt; die unterseitigen sind bereits unten im Blatt halbkreisförmig oder mehr von nicht sehr stark verdickten Sklerenchymfasern umscheidet, nach oben zu (besonders im obersten Teil des Blattes) nimmt die Wandstärke zu, und das Lumen wird entsprechend enger.

Über die Milchsaftegänge wird an anderer Stelle berichtet (Fr. J. Meyer 1935e). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhange, daß erstens die Zahl der Milchsaftegänge von 15 unten auf 8 in der Mitte und schließlich 1—2 nahe der Spitze abnimmt und daß zweitens unten alle Gänge im Innern verlaufen, in der Mitte bereits einige unter die Epidermis gerückt sind und oben alle subepidermal liegen. Selten treten Milchsaftegänge in den Längsscheidewänden selbst auf, nämlich dort, wo sie aus dem Innern unter die Epidermis rücken; in diesem Fall wird der Milchsaftegang mit seinem Epithel von beiden Lakunen durch je eine flache Zelle der Lakunenscheidewand getrennt, so daß hier also die Lakunenscheidewand ausnahmsweise nicht mehr einschichtig ist.

Die Anastomosen des Leitbündelsystemes und des Milchsaftegangsystemes sind hier noch im Zusammenhang zu erwähnen. Leitbündelanastomosen finden sich einerseits zwischen den inneren Leitbündeln und andererseits zwischen diesen und den peripherischen; sie liegen in den Diaphragmen (s. oben) und sind in allen beobachteten Fällen unverzweigt, verbinden also jedesmal nur zwei Leitbündel, jedoch ist durch sie insgesamt das ganze Leitbündelsystem in seitlichen Zusammen-

hang gebracht. Die Querverbindungen der Milchsaftegänge sind dagegen häufig auch verzweigt; sie verlaufen zumeist mehr oder weniger parallel zu den Blattepidermen; im kompliziertesten Falle sind ziemlich lange Quergänge an beiden Enden gegabelt und beiderseits an zwei längsverlaufende Gänge angesetzt, so daß also insgesamt vier Gänge auf gleichem Niveau in Zusammenhang stehen; Verbindungen zwischen den oberseitigen und den unterseitigen Gängen wurden nur im unteren Teile des Blattes beobachtet, wozu allerdings zu bemerken ist, daß die Zahl der Quergänge entsprechend dem Rückgang der Zahl der Längsgänge im mittleren und oberen Teil des Blattes nach oben hin abnimmt und somit vielleicht vereinzelt vorkommende Verbindungen zwischen Blattoberseite und Blattunterseite in der oberen Region des Blattes übersehen sein könnten. Beachtenswert ist, daß die Querverbindungen der Leitbündel und die der Milchsaftegänge oft streckenweise vereint verlaufen, während die längsverlaufenden Leitbündel und Milchsaftegänge stets mindestens um eine Lakunenweite voneinander entfernt liegen.

#### 4. Die Hydropoten und die Apikalöffnung.

Zur Vervollständigung des Bildes von der Anatomie der Bandblätter von *Sagittaria Eatonii* seien anhangsweise noch zwei Erscheinungen erwähnt, welche für die Frage nach der morphologischen Natur dieser Blätter freilich belanglos sind: die Hydropoten und die Apikalöffnung.

Die Hydropoten treten in Form von „langen Hydropoten“ über den peripherischen Leitbündeln und als „Randhydropoten“ an den Blatträndern über den Randleitbündeln auf (Nomenklatur s. bei Fr. X. Mayr 1914). Sie wurden untersucht mit Hilfe der von Fr. Mayr (l. c.) angegebenen Reaktionen: Färbung am ganzen Blatt mit wässriger Fuchsinlösung und wässriger Gentianaviolettlösung und Färbung von Querschnitten mit Sudan-Glyzerin. „Lange Hydropoten“ wurden unterseits in Mehrzahl gefunden: über dem mittelsten peripherischen Leitbündel der Blattunterseite liegt eine von der Basis durch fast das ganze Blatt hindurchlaufende, an den meisten Stellen aus zwei Zellreihen bestehende, durchschnittlich 33  $\mu$  breite Hydropote, welche 5—8 mm vor der Blattspitze endigt, nachdem sie 1000—1200  $\mu$  vorher auf eine Zellreihe verschmälert oder gelegentlich auch auf kurze Strecke unterbrochen war; im untersten Teile des Blattes verlaufen ähnliche Hydropoten unterseits über den nächsten peripherischen Leitbündeln — gegen ihr Ende vielfach unterbrochen — bis etwa 2½ cm über der Basis. Oberseits ist in der Mitte über dem einzigen peripherischen Leitbündel gleichfalls eine unterbrochene Hydropote vorhanden, doch reicht diese nur



bis 2 cm über der Basis. Die „Randhydropoten“ sind breiter (bis 75  $\mu$ ), da sie aus mehr Zellreihen bestehen (im Querschnitt sind meist 2—3 breite und jederseits 2—3 schmale Zellen zu erkennen); sie verlaufen zunächst ohne Unterbrechung bis ganz dicht unter die Blattspitze, wo sie schließlich in einzelne aufeinanderfolgende Stücke aufgelöst werden und noch oberhalb des Endes der größten langen Hydropote der Unterseite endigen. Die Sudan-Reaktion zeigte die von Fr. Mayr angegebene chemische Veränderung der Kutikula, welche sich durch Orangefärbung statt Rotfärbung kundtut, nur in schwachem Maße. — Zur Entwicklungsgeschichte der Hydropoten ist hinzuzufügen, daß sie bereits an ganz jungen, 2 cm langen Blättern mit Fuchsinlösung leicht nachzuweisen sind.

Die Apikalöffnungen treten auf der Blattunterseite als weite Gruben auf; in ausgewachsenen, 10 cm langen Blättern haben sie eine Länge von 400  $\mu$  und eine Breite von 330  $\mu$  bei einer Gesamtbreite der Blattspitze von 530  $\mu$ . Unter der Grube endigen das Mittelleitbündel und die beiden Randleitbündel, die hier bis zur Verschmelzung aneinander gerückt sind; freie, in die Grube hineinreichende Tracheenenenden wurden nicht beobachtet. Die Anlage der Apikalöffnungen beginnt frühzeitig: an 2 cm langen Blättern ist die Epidermis der Blattspitze noch lückenlos geschlossen, am 2½ cm langen Blatt fallen an der Spitze bereits einige Epidermiszellen aus und zwar so, daß die entstehende Öffnung auf die Oberseite und die Unterseite gleichweit übergreift; sodann erfolgt, wie am 4 cm langen Blatt bereits deutlich zu sehen ist, die Erweiterung der Grube nach der Blattunterseite hin.

## **B. Vergleich der submersen Bandblätter von *Sagittaria Eatonii* mit den bisher untersuchten Spreitenblättern anderer Alismataceen.**

Die im vorigen Kapitel gegebene Darstellung der anatomischen Verhältnisse in den verschiedenen Regionen des submersen Bandblattes von *Sagittaria Eatonii* ließ bereits deutliche Unterschiede erkennen. Um zu zeigen, wie weit diese Strukturen eine innere Differenzierung in einen stielartigen und einen spreitenartigen Abschnitt des Blattes bedeuten, will ich sie im Folgenden einzeln vergleichen mit den entsprechenden Strukturen von Stiel und Spreite typischer Spreitenblätter derjenigen Alismataceen, deren Anatomie hinreichend bekannt ist.

1. Die Epidermiszellen in der Flächenansicht: Die Erscheinung, daß die Form der Epidermiszellen in der Flächenansicht im Blattstiel langgestreckt, in der Blattspreite dagegen mehr oder weniger isodiametrisch ist, wurde nicht nur bei den Alismataceen beobachtet, sondern kann in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und bei

Pflanzen verschiedenster, standortsangepaßter Organisation festgestellt werden, wie die folgende Tabelle zeigt, in welcher die Pteridophyten, Gymnospermen, Monokotyledonen und Dikotyledonen (Archichlamydeae und Metachlamydeae) sowie Hydatophyten, Hygrophyten, Mesophyten und Xerophyten vertreten sind (s. S. 391).

Aus der Familie der Alismataceen sind die Spreitenblätter der folgenden Arten in einem für die vorliegende Frage ausreichendem Maße untersucht und haben entsprechende Ergebnisse geliefert:

1. *Alisma plantago* L. var. *Michaletii* Aschers. et Graebn. (Luftblatt): Epidermiszellen im Blattstiel polygonal langgestreckt, Str.-V. 4:1 bis 10:1, in Längsreihen; in der Blattspreite polygonal, wenig gestreckt, Str.-V. bis 2:1, Streckungsrichtung verschieden, meist senkrecht zur Richtung der Spaltöffnungen, d. h. auch senkrecht zur Richtung der Nerven 1. Ordnung, Seitenränder gerade oder gebogen oder seltener schwach wellig, Reihenanordnung nicht ausgebildet.

2. *Elisma natans* (L.) Buchenau (Schwimblatt): Epidermiszellen im Blattstiel rechteckig mit geraden Seitenrändern, Str.-V. 4:1 bis 10:1, in sehr langen Längsreihen; in der Blattspreite annähernd quadratisch oder ganz kurz rechteckig, mit leicht welligen oder seltener geraden oder gebogenen Seitenrändern, aber meist auch in recht regelmäßigen Längsreihen.

3. *Damasonium alisma* Mill. f. *terrestre* Glück (Luftblatt) und f. *natans* Glück (Schwimblatt): Epidermiszellen im Blattstiel rechteckig länglich mit geraden Seitenrändern, in der Richtung des Stieles gestreckt und zwar unterseits mehr als oberseits; in der Blattspreite isodiametrisch oder kaum gestreckt polygonal mit gebogenen bis geraden Seitenrändern, Streckungsrichtung längs und quer (Fr. J. Meyer 1935c).

4. *Echinodorus macrophyllus* (Kunth) Micheli (Luftblatt): Epidermiszellen im Blattstiel unten langgestreckt rechteckig oder polygonal mit geraden Seitenrändern, Streckungsverhältnis 2:1 bis 5:1, zu Längsreihen angeordnet, oben langgestreckt viereckig mit zum Teil leicht gebogenen Seitenrändern, zu Längsreihen angeordnet; in der Blattspreite isodiametrisch oder in irgendeiner Richtung gestreckt, oberseits mit gebogenen oder großwelligen Seitenrändern, unterseits stark verzahnt, ohne Reihenanordnung (Fr. J. Meyer 1932a, S. 310ff.).

5. *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. f. *typicus* Glück (Luftblatt): Epidermiszellen im Blattstiel meist rechteckig mit geraden Seitenrändern, Str.-V. bis 4:1, in Längsreihenordnung; in der Blattspreite oberseits meist annähernd isodiametrisch mit geraden oder häufiger gebogenen Seitenrändern, unterseits auch etwas gestreckt, Str.-V. bis

	Blattstiel	Blattspreite
<i>Scolopendrium vulgare</i> Smith	langgestreckt-polygonal, Streckungsverhältnis 2:1 bis 7:1	isodiametrisch oder unregelmäßig gestreckt und verzahnt
<i>Dioon edule</i> Linds.	Str.-V. 2:1 bis 6:1 oder länger und gekammert, sklerenchymatisch	isodiametrisch oder längsgestreckt bis 4:1, dünnwandig
<i>Calla palustris</i> L.	polygonal, Str.-V. 2:1 bis 7:1	isodiametrisch, polygonal
<i>Aspidistra elatior</i> Blume	rechteckig, Str.-V. 2:1 bis 5:1, Seitenränder gerade, Längsreihenanzordnung	polygonal, Str.-V. 2:1 bis 4:1, Seitenränder gebogen, ohne Längsreihenanzordnung
<i>Populus nigra</i> L. var. <i>pyramidalis</i> Rozier	polygonal in Längsreihen, Str.-V. 1,5:1 bis 7:1	unregelmäßig polygonal, Seitenränder gebogen oder gerade
<i>Humulus Lupulus</i> L.	polygonal oder rechteckig, Str.-V. 1:1 bis 3:1, Seitenränder gerade, Längsreihen unterbrochen	unregelmäßig polygonal, Seitenränder wellig oder typisch verzahnt
<i>Asarum europaeum</i> L.	polygonal, Str.-V. 1,5:1 bis 6:1	isodiametrisch oder unregelmäßig polygonal, verzahnt
<i>Helleborus viridis</i> L.	polygonal, Str.-V. 5:1 bis 12:1	unregelmäßig polygonal, Seitenränder gebogen bis wellig
<i>Ribes sanguineum</i> Pursh	polygonal, Str.-V. 1,5:1 bis 4:1, Längsreihenanzordnung oft gestört	isodiametrisch bis unregelmäßig gestreckt, Seitenränder wellig
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	polygonal, Str.-V. im Durchschnitt etwa 8:1, oft noch größer, Längsreihenanzordnung	isodiametrisch, Seitenränder wellig
<i>Sparmannia Africana</i> L.	polygonal, Str.-V. 2:1 bis 4:1, Seitenränder gerade oder gebogen, Längsreihen nur undeutlich	unregelmäßig gestreckt, mehr oder weniger verzahnt
<i>Viola tricolor</i> L.	polygonal, Str.-V. 3:1 bis 6:1	unregelmäßig polygonal, mehr oder weniger verzahnt
<i>Syringa vulgaris</i> L.	rechteckig bis polygonal Str.-V. 2:1 bis 4:1, Längsreihen mit Unterbrechungen	isodiametrisch bis unregelmäßig gestreckt, Seitenränder gebogen bis wellig
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	polygonal, Str.-V. 2:1 bis 8:1	isodiametrisch oder unregelmäßig etwas gestreckt, polygonal.



2:1, Längsreihenordnung besonders unterseits vorhanden (Fr. J. Meyer 1932a, S. 318, 332ff.).

6. *Lophotocarpus guyanensis* (H. B. K.) Smith var. *lappula* Buchenau und var. *typicus* Buchenau (Schwimmblätter): Epidermiszellen im Blattstiel gestreckt und zu Längsreihen angeordnet; in der Blattspreite oberseits annähernd isodiametrisch mit stark welligen Seitenrändern („amphimorph“), unterseits ähnlich, aber auch in irgendeiner Richtung gestreckt (Fr. J. Meyer 1934, S. 100, 97).

7. *Sagittaria sagittifolia* L. f. *natans* Klinge (Schwimmblatt): Epidermiszellen im Blattstiel rechteckig bis polygonal mit geraden Seitenrändern, Str.-V. 1:1 bis 3:1, zu Längsreihen angeordnet; in der Blattspreite oberseits isodiametrisch mit großwelligen Seitenrändern, ohne Reihenordnung.

8. *Sagittaria sagittifolia* L. f. *terrestris* Klinge (Luftblatt): Epidermiszellen im Blattstiel polygonal mit geraden Seitenrändern, Str.-V. 2:1 bis 4:1, zu Längsreihen angeordnet; in der Blattspreite meist isodiametrisch polygonal mit geraden oder gebogenen Seitenrändern, unterseits auch mit leicht welligen Seitenrändern, ohne Reihenordnung.

9. *Burnatia enneandra* Micheli (Luftblatt): Epidermiszellen im Blattstiel gestreckt-polygonal mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern, Str.-V. 3:1 bis 5:1, zu Längsreihen angeordnet; in der Blattspreite mehr oder weniger isodiametrisch-polygonal mit geraden oder selten mit gebogenen Seitenrändern, ohne Reihenordnung (Fr. J. Meyer 1932b, S. 273, 276ff.).

Von besonderem Interesse sind für den Vergleich noch zwei Arten, welche keine typischen Spreitenblätter besitzen, nämlich *Rautanenia Schinzii*, deren Blätter morphologisch betrachtet eine Zwischenform zwischen einem typischen Bandblatt und einem in Stiel und Spreite differenzierten Blatt darstellen, und *Echinodorus ranunculoides* f. *zosterifolius* mit typischen Bandblättern:

10. *Rautanenia Schinzii* Buchenau: Epidermiszellen im unteren und mittleren Teil meist mehr oder weniger gestreckt-rechteckig, seltener polygonal, mit meist geraden Seitenrändern, Str.-V. in der Mitte bis 10:1, oberhalb und unterhalb weniger, zu Längsreihen angeordnet; in dem obersten Teil, der sich ein spreitenartig verbreitert, oberseits unregelmäßig polygonal, meist isodiametrisch, auch quergestreckt, mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern, unterseits noch mehr oder weniger längsgestreckt, Str.-V. bis 3:1, Längsreihen auf längere Strecken zu verfolgen (Fr. J. Meyer 1932c, S. 55ff.).

11. *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. f. *zosterifolius* Fries (submerses Bandblatt): Epidermiszellen im unteren Teil oberseits meist schwach gestreckt polygonal oder rechteckig, unterseits stärker gestreckt polygonal (Str.-V. 4:1 bis 5:1), im obersten Viertel beiderseits isodiametrisch-polygonal oder rechteckig, nur gegen die Spitze zu wieder etwas gestreckt; Längsreihenordnung in allen Teilen mehr oder weniger deutlich (Fr. J. Meyer 1932a, S. 332ff.).

2. Die relative Höhe der Epidermiszellen: Die für *Sagittaria Eatonii* festgestellte, im Blatt von unten nach oben allmählich fortschreitende Abflachung der Epidermiszellen liegt auch bei *Echinodorus macrophyllus*, *Rautanenia Schinzii* und *Burnatia enneandra* vor (Fr. J. Meyer 1932a, b, c). Diese Übereinstimmung ist deshalb besonders zu beachten, weil in anderen Fällen auch gleiche Querschnittsform der Epidermiszellen in allen Teilen des Blattes vorliegt, so z. B. nach meinen Beobachtungen im Blatt von *Typha angustifolia* L. (Fr. J. Meyer 1933a, S. 348, Fig. 6).

3. Die Spaltöffnungen: Das vereinzelte Auftreten von geschlossenen Spaltöffnungen im obersten Teile des Blattes von *Sagittaria Eatonii* entspricht der Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen in dem oberen Teile des submersen Blattes von *Echinodorus ranunculoides* f. *zosterifolius*, dessen innere Differenzierung in einen stielartigen und einen spreitenartigen Abschnitt von mir bereits früher nachgewiesen werden konnte (Fr. J. Meyer 1932a, S. 368) und von *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. var. *repens* Aschers. f. *natans* Glück (a. a. O., S. 340), und die gleichen Verhältnisse wurden ferner in einer Übergangsblattform bei *Rautanenia Schinzii* gefunden (Fr. J. Meyer 1932c, S. 56). Hierbei handelt es sich — phylogenetisch betrachtet — offenbar um Überreste einer Differenzierung in Stiel und Spreite, bei welchen der Spaltöffnungsapparat infolge seiner starken erblichen Fixierung — wie Porsch (1905, S. 83) sagt — „als ein für die Pflanze überflüssiges Erbstück“ noch weitervererbt worden ist.

4. Die Hydropoten: Im Gegensatz zu den Spaltöffnungen dürfte es sich bei den Hydropoten um phylogenetisch junge Gebilde handeln, welche sich erst beim Übergang vom Landleben zum Wasserleben entwickelt haben (vgl. F. Mayr 1914); demgemäß sind sie dort entstanden, wo sie ihrer Aufgabe als Absorptionsorgane<sup>1)</sup> entsprechend notwendig sind: bei den Luftblättern der Sumpfpflanzen nur an den submersen

1) Meine Stellungnahme zur Frage der Funktion der Hydropoten habe ich kürzlich in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft dargelegt (vgl. Fr. J. Meyer 1935 b).

Teilen des Blattstieles, bei den Schwimmblättern am Stiel und an der Unterseite der Spreite, bei den submersen Blättern entweder an der gesamten Epidermis oder an bestimmten Stellen wie den Blatträndern und den großen Nerven. Eine erbliche Fixierung der Lokalisation der Hydropoten dürfte demnach ausgeschlossen sein, so daß also die Hydropoten für unsere Frage tatsächlich ohne Bedeutung bleiben.

5. Das Mesophyll: Die im Bandblatt von *Sagittaria Eatonii* nach oben zu durch Ausbildung einer subepidermalen Mesophyllschicht erfolgende Anreicherung des Mesophyllgewebes kann als erste Andeutung einer Differenzierung, wie sie in den Spreitenblättern in viel stärkerem Maße vorliegt, betrachtet werden. Am stärksten sind die Unterschiede in den großen Luftblättern wie z. B. bei *Echinodorus macrophyllus* (Fr. J. Meyer 1932a): Der Blattstiel ist hier lakunös, besitzt aber außerdem ein peripherisches vier- bis fünfschichtiges Assimilationsgewebe; in der Blattspreite ist dagegen ein typisch bifaziales Mesophyll mit oberseits zwei Palisadenschichten, einem mittleren Übergangsgewebe und einem unterseitigen Schwammparenchym vorhanden, und die Lakunen sind nur noch auf die von den größeren Nerven gebildeten Rippen beschränkt. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei *Alisma plantago* L. var. *Michaletii* Aschers. et Graebn. f. *latifolium* Aschers. et Graebner, wo freilich die Lakunen in der Begleitung der größeren Nervenleitbündel weniger zahlreich und ziemlich eng sind (Fr. J. Meyer 1935c). Bei *Sagittaria sagittifolia* ist im obersten Teile des Stieles des Schwimmblattes die Peripherie von einer ziemlich breiten Zone von mehr oder weniger stark kollenchymatisch verdicktem Gewebe eingenommen, im Stiel des Luftblattes von einem ähnlichen, aber schmaleren Gewebe, das innere Gewebe ist wieder lakunös; nach unten zu in dem Stiel wird das peripherische Gewebe mehr und mehr beschränkt, bis es schließlich nur noch in den Kanten des Stieles vorkommt; in der Spreite ist das Mesophyll beim Schwimmblatt bifazial, beim Luftblatt subzentrisch, und Lakunen treten nur in den Nerven und zwar besonders im unteren Teil der Spreite auf. Auch bei den kleinerblättrigen Formen von *Echinodorus ranunculoides* Engelm. liegen noch ähnliche Unterschiede vor: bei f. *typicus* Glück nimmt in dem lakunösen Blattstiel unmittelbar unter der Spreite das Mesophyllgewebe auf Kosten der Lakunen zu, und in der Spreite setzen sich die Lakunen des Blattstieles nur am Mittelnerven fort; bei f. *terrestris* Glück endigen die Lakunen des Mittelnerven bereits an der Spreitenbasis (Fr. J. Meyer 1932a, S. 319). Einen Übergang zu den in ihrer ganzen Länge lakunösen Bandblättern bilden die Blätter von *Burnatia enneandra* Micheli (Luftblatt) und von *Rautalenia*



*Schinzii* Buchenau (Zwischenform zwischen Spreitenblatt und Bandblatt). Bei *Burnatia enneandra* besitzt der lakunöse Blattstiel ein zweischichtiges peripherisches Assimilationsgewebe, die Spreite ein lockeres schwammparenchymatisches Mesophyll mit recht weiten Interzellularen und mit Lakunen nur in der Umgebung des Mittelnervleitbündels (Fr. J. Meyer 1932b). *Rautanenien Schinzii* zeigt die gleichen Strukturen, jedoch ein etwas dichteres Mesophyll in der Spreite (Fr. J. Meyer 1932c).

6. Die Diaphragmen: Aus der Diaphragmenzellform von *Sagittaria Eatonii* ist für unsere Frage keine Folgerung zu ziehen. Wenn z. B. bei *Echinodorus macrophyllus* die Diaphragmenzellen des Blattstieles und der Blattspreite verschiedene Form aufweisen (Fr. J. Meyer 1932a, S. 315 und 326), so dürfte dies darauf zurückzuführen sein, daß die Lakunen in den Nerven der Spreite enger sind als die des Blattstielmesophylls, also eine so regelmäßige Ausbildung der Diaphragmenzellen wie im Blattstiel nicht zulassen. Da aber bei *Sagittaria Eatonii* die Lakunen im ganzen Blatt annähernd gleiche Weite besitzen, liegt ein solcher Grund für verschiedene Diaphragmenzellformen hier nicht vor.

7. Das Leitbündelsystem: Bei den bisher genauer untersuchten Alismataceen kommen Leitbündelsysteme von verschiedenster Entwicklung vor (vgl. auch Fr. J. Meyer 1935a); das von *Sagittaria Eatonii* ist von allen das einfachste und kann als die am stärksten reduzierte Form aufgefaßt werden. An höchster Stelle stehen diejenigen Leitbündelsysteme, zu denen das von *Echinodorus macrophyllus* gehört: im Blattstiel verlaufen in gesetzmäßiger Anordnung große, kleinere und kleinste Leitbündel, die letzteren peripher (vgl. Fr. J. Meyer 1932a, S. 316, Fig. 8), beim Übergang zur Spreite wird eine sehr ausgiebige Leitbündelverbindungszone gebildet, und in der Spreite selbst verteilen sich die Leitbündel auf die Hauptnerven, wobei die Zahl der peripherischen Leitbündelchen allmählich immer weiter zurückgeht (a. a. O., S. 359 bzw. 326). Eine starke Vereinfachung des Leitbündelsystemes liegt bei *Echinodorus ranunculoides* (einschließlich seiner Formen und Varietäten) insofern vor, als erstens die Leitbündelverbindungszone in der hier auch äußerlich weniger deutlich hervortretenden Übergangszone zwischen Stiel und Spreite fehlt und zweitens alle Nerven der Spreite nur noch aus einem Leitbündel bestehen (a. a. O., S. 360 bzw. 347). Eine ähnliche Vereinfachung wurde bei *Burnatia enneandra* und bei *Rautanenien Schinzii* gefunden (Fr. J. Meyer 1932b und c). Beide besitzen im Blattstiel außer drei im Inneren verlaufenden stärkeren Leitbündeln noch eine größere Anzahl von kleinen peripherischen Leitbündeln; von diesen peripherischen bleiben in der Spreite bei *Burnatia enneandra* nur fünf (eins

unter dem Mittelnerven und je zwei ganz schwache an den Blatträndern), bei *Rautanenia Schinzii* nur vier (zwei unter dem Mittelnerven und je eins zwischen Blattrand und Randnerven) übrig, bei *Rautanenia Schinzii* überdies in stark reduziertem Zustande. *Burnatia* und *Rautanenia* stehen also zwischen den beiden oben genannten *Echinodorus*-Arten, und *Sagittaria Eatonii* schließt sich ihnen durch das allmähliche Verschwinden der peripherischen Leitbündel bis auf ein unterseitiges an. Eine besondere Stellung nimmt schließlich am Ende dieser Reihe, aber vor *Sagittaria Eatonii* das Bandblatt von *Echinodorus ranunculoides* f. *zosterifolius* Fries ein, welches eine reichere Entwicklung der Nervatur im oberen Drittel aufweist (Fr. J. Meyer 1932a, S. 346/347). Als wichtigstes Ergebnis eines solchen Vergleiches ist hervorzuheben, daß sich bei *Sagittaria Eatonii* die gleiche Abnahme der peripherischen Leitbündel von der Basis nach der Spitze hin zeigt, obwohl *Sagittaria Eatonii* in der betrachteten Reihe als einfachstes Endglied auftritt.

8. Der Bau der Leitbündel: Der für den unteren Teil des Blattstieles von *Sagittaria Eatonii* charakteristische Gefäßgang im Tracheenteil der großen Leitbündel wurde auch bei anderen Alismataceen gefunden, so in den Luftblättern von *Echinodorus macrophyllus*, *Echinodorus ranunculoides* und *Burnatia enneandra*, nicht dagegen bei *Rautanenia Schinzii*. Sein Verschwinden in der Blattspreite wurde bei *Echinodorus macrophyllus* und anderen *Echinodorus*-Arten in Übereinstimmung mit *Sagittaria Eatonii* festgestellt; bei *Burnatia enneandra* war er an der einzigen untersuchten Stelle (in der unteren Hälfte der Spreite) noch vorhanden (Fr. J. Meyer 1932a, b, c).

9. Die Milchsaftegänge: Die Verteilung der Milchsaftegänge auf die verschiedenen Teile des Blattes und innerhalb der einzelnen Querschnitte kann für unsere Frage nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein. Denn erstens wird ein Rückgang der Zahl der Milchsaftegänge oft schon innerhalb des Blattstieles beobachtet, so z. B. bei *Echinodorus macrophyllus* (Fr. J. Meyer 1932a, S. 318), und zweitens verlaufen die Gänge des Blattstieles oft auch peripher (Einzelheiten s. bei Fr. J. Meyer 1935e) und drittens kann das Vorkommen der Milchsaftegänge in Spreitenblättern auf den Stiel beschränkt sein wie bei *Rautanenia Schinzii* (Fr. J. Meyer 1932c). Die bei *Sagittaria Eatonii* gefundene Verteilung könnte sich also auch innerhalb eines Blattstieles vollziehen.

In zusammenfassendem Rückblick auf die vorstehenden Vergleiche kann festgestellt werden, daß eine innere Differenzierung des Bandblattes von *Sagittaria Eatonii* in einen stielartigen und einen spreiten-

artigen Teil bezüglich der Hydropoten, der Diaphragmen und der Milchsaftgänge nicht besteht; sie ist dagegen angedeutet im Bau des Leitbündelsystemes, sie tritt deutlicher hervor im Mesophyll durch die Anreicherung des Gewebes mit zunehmender Höhe und in der Struktur der größeren Leitbündel, und sie wird besonders auffällig durch die Bauverschiedenheiten in der Epidermis und die Verteilung der auf das Bandblatt zwar vererbten, aber funktionsunfähig gewordenen Spaltöffnungsapparate.

## II. Der anatomische Bau der submersen Blätter anderer Alismataceen.

### A. *Alisma*.

(Untersucht von Franz X. Mayr.)

Zur eingehenden Untersuchung wurde ein Blatt von *Alisma plantago* L. var. *arcuatum* (Michalet) Buchenau f. *angustissimum* Aschers. et Graebner gewählt, welches Glück im Botanischen Garten zu Heidelberg in 70 cm tiefem Wasser kultiviert hatte (5. April bis 28. Mai 1900); das Blatt war etwas über 55 cm lang und in der Mitte 5½ mm breit. Zum Vergleich wurde auch noch eine Pflanze aus dem Herbarium Normale ed. a Dörfler (leg. Tscherning Juli 1899 bei Inzersdorf in Niederösterreich) herangezogen; jedoch beziehen sich im folgenden die Angaben (besonders die Maßangaben) in erster Linie auf das Heidelberger Exemplar.

1. Die oberseitige Epidermis; Im untersten (scheidenförmigen) Teile des Blattes sind die Zellen in der Flächenansicht sehr regelmäßig rechteckig mit geraden Seitenrändern, durchschnittlich etwa 3- bis 4mal so lang wie breit oder auch noch länger und in Längsreihen angeordnet, im Querschnitt von mittlerer Größe, meist etwas höher als breit und zartwandig; die Kutikula ist sehr dünn. Nach oben zu werden die Zellen immer kürzer und im allgemeinen kleiner. In der Gegend der Blattmitte sind sie meist annähernd isodiametrisch-polygonal mit geraden oder gebogenen Seitenrändern, von weniger als mittlerer Größe und besonders an den Stellen, wo eine subepidermale Mesophyllschicht ausgebildet ist, relativ niedrig. Nach der Spitze zu behalten die Zellen diese Gestalt im allgemeinen bei, nur werden sie stellenweise noch kürzer und außerdem etwas breiter, so daß ihr Durchmesser in der Blattlängsrichtung oft nur etwa ein Drittel des Querdurchmessers beträgt. Die Längsreihen werden namentlich nahe der Spitze oft auf größere Strecken hin sehr undeutlich. Über den Milchsaftgängen liegen vielfach, wenn auch weniger regelmäßig als in den Spreiten der Luft- und Schwimmblätter von *Alisma plantago*, Züge gestreckter Zellen.



2. Die unterseitige Epidermis: Im untersten Teile sind die Zellen länger und schmaler als oberseits, meist mindestens 5- bis 6mal so lang wie breit, sehr oft auch länger und nur ganz selten kürzer. Nach oben zu verwischt sich der Gegensatz zwischen oberseitiger und unterseitiger Epidermis immer mehr, bis bereits in der Mitte des Blattes kein Unterschied mehr zu erkennen ist. Gegen die Spitze zu werden die Zellen der unterseitigen Epidermis dagegen etwas weniger breit und kurz als oberseits, gleichen aber im übrigen den oberseitigen Zellen. Die Gegensätze zwischen den einzelnen Regionen des Blattes treten somit in der unterseitigen Epidermis besonders stark hervor.

3. Die Spaltöffnungen: Spaltöffnungen fehlen auf fast der ganzen Länge des Blattes und treten nur erst ganz oben 1—2 mm unterhalb der Spitze plötzlich und mit großer Häufigkeit auf, und zwar unterseits und an den Kanten fast ebenso zahlreich wie oberseits, so daß die ganze Spitze des Blattes dicht von Spaltöffnungen bedeckt ist. An den Kanten selbst und in deren unmittelbarer Nähe oberseits und unterseits gehen die Spaltöffnungen noch etwas weiter nach abwärts (bei dem Blatt von Inzersdorf wurden sogar 3 cm unter der Spitze noch einige beobachtet). Die Spalten sind zum Teil nur sehr klein und eng, zum Teil verstopft und bei einigen ziemlich weit und rundlich. Die Untersuchung von drei verschiedenen Blättern ergab bezüglich der Spaltöffnungen im wesentlichen die gleichen Verhältnisse.

4. Das Mesophyll: Im untersten Teile des Blattes besteht das gesamte Mesophyll — ebenso wie beim Stiel des Luftblattes — fast ausschließlich aus den einschichtigen Längsscheidewänden, welche die zahlreichen Lakunen begrenzen. Nur in seltenen Fällen, nämlich besonders dort, wo kleine Leitbündel oder Milchsaftgänge subepidermal verlaufen, und auch sonst in der Umgebung der Leitbündel, tritt eine schwache Anreicherung von Mesophyllzellen ein. Entsprechend der Dicke des Blattes in diesem untersten Teile liegen hier längs des Hauptleitbündels bis zu 6 Lakunen übereinander. Nach oben zu wird das Blatt dünner und mehr spreitenähnlich, aber es wird dabei nicht breiter. Ungefähr in der Mitte des Blattes befinden sich im dicksten Teile, d. h. zu beiden Seiten des Hauptleitbündels, dicht neben diesem noch 3 Lakunen übereinander; im größten Teil des Blattes sind die Lakunen auf dieser Höhe dagegen in zwei Schichten angeordnet, und zwar bis zu den Blatträndern. Nach oben zu nehmen die Lakunen weiter an Zahl ab; 8 cm unter der Spitze ist nur eine Schicht vorhanden, abgesehen davon, daß neben dem Hauptnerven noch zwei Schichten übereinander liegen. Außerdem wird das Gewebe von der Mitte des Blattes an bereits dichter. Namentlich an

den Rändern, aber auch auf der Oberseite und der Unterseite bildet sich in größerer oder geringerer Breite eine subepidermale Schicht aus, deren Zellen beträchtlich länger, breiter und höher sind als die darüber liegenden Epidermiszellen. Nach oben zu gewinnen die subepidermalen Zellschichten immer mehr an Ausdehnung, oberseits ein wenig mehr als unterseits; jedoch bleiben größere oder kleinere Teile der Epidermis noch frei davon, so daß hier die Lakunen unmittelbar an die Epidermis grenzen. Die relativ größte Gewebeanreicherung tritt an den Blatträndern ein, wo im obersten Teil ein größeres und ein ganz kleines Randleitbündel und 2—3 Milchsaftgänge in ein lückenloses Gewebe eingebettet liegen. Sonst häufen sich aber die Zellen auch im obersten Teile des Blattes nur dort und nur so weit, wie sie nötig sind, um Leitbündel und Milchsaftgänge zu umschleiden.

5. Die Nervenleitbündel: Im untersten (scheidenförmigen) Teile des Blattes ist nur eine Hauptreihe von Leitbündeln vorhanden, welche sich von dem im Mittelpunkt des ganzen Blattes gelegenen Hauptleitbündel nach beiden Seiten bis in die dünnen Flanken der Scheide hinein fortsetzt und deren Leitbündel, im gegebenen Fall beiderseits 7, gegen die Ränder der Scheide zu an Größe nach und nach abnehmen. Im Gegensatz zum Stiel des Luftblattes fehlen über dieser Reihe aber die kleineren, der oberseitigen Epidermis genäherten Leitbündel fast vollständig; nur 1—2 kleine Leitbündelchen wurden beobachtet und zwar nicht unmittelbar unter der Epidermis. In der Mitte des Blattes ist die Hauptreihe etwas verschmälert. Zu beiden Seiten des mittelsten Leitbündels verlaufen einschließlich eines ganz kleinen, dem Rande unmittelbar anliegenden Bündelchens je 5—6 Leitbündel. Außerdem aber liegen ziemlich zahlreiche kleine Leitbündel nahe der unterseitigen und der oberseitigen Epidermis. Nach oben zu sind die Leitbündel der Hauptreihe fast alle bis in die Spitze hinein zu verfolgen, während die peripherischen Leitbündel schon bedeutend früher endigen. Leitbündelanastomosen, welche die Nerven 1. Ordnung verbinden, sind im unteren Teile des Blattes relativ selten; sie verlaufen als kurze Verbindungsstücke horizontal oder etwas schräg zwischen benachbarten Nerven. Im oberen Teile werden sie viel häufiger und länger, indem sie, vom Mittelnerven ausgehend, meist schräg ansteigen und jenseits der nächsten Parallelnerven vielfach eine Fortsetzung bis zum übernächsten und oft sogar bis zu den Randnerven finden.

Bezüglich der Zusammensetzung der einzelnen Leitbündel ist zu bemerken, daß sie gut entwickelt sind und denen der Luftblätter gleichen. Im Tracheenteil findet sich in den großen Leitbündeln ein ziemlich weiter Gefäßgang; dieser reicht im Hauptnerven bis in das obere

Viertel des Blattes hinein. Die Tracheen sind vielfach nur schwach verdickt, also schwächer als im Luftblatt.

6. Die Sklerenchymfasern: Sklerenchymfasern werden an jedem Leitbündel ebenso wie im Luftblatt angelegt und zwar an den größeren Leitbündeln besonders stark an den Außenseiten (vor dem Tracheenteil und vor dem Siebteil). Vom oberen Ende der Blattscheide bis in das oberste Viertel des Blattes zieht am Blattrande unmittelbar unter der Epidermis neben dem kleinen Randleitbündel ein Strang aus besonders zahlreichen, stark verdickten und englumigen Sklerenchymfasern entlang.

7. Die Milchsafgänge: Das System der Milchsafgänge wird an anderer Stelle (Fr. J. Meyer 1935e) eingehend beschrieben. Hier sei deshalb nur noch einmal die Tatsache hervorgehoben, daß die Zahl der Anastomosen zwischen den Milchsafgängen unten gering ist und nach oben um so größer wird, je mächtiger sich das subepidermale Mesophyll entwickelt.

### B. *Elisma*.

(Untersucht von Franz X. Mayr.)

Zur Untersuchung standen zur Verfügung:

1. von *Elisma nalans* (L.) Buchenau f. *terrestre* Glück lineale Primärblätter eines Ausläufers, die Glück im August 1902 kultivierte (die Blätter waren 1,5 cm lang und etwa 1 mm breit bzw. 1,3 cm lang und etwa 0,8 mm breit);

2. von *Elisma nalans* f. *terrestre* ein Primärblatt einer Landpflanze aus dem Botanischen Garten in Erlangen; seine Länge betrug 3 cm, seine Breite 1,5 mm);

3. von *Elisma nalans* f. *sparganiiifolium* Fries ein Blatt, welches Glück 1898 bei Wahn in fließendem Wasser gesammelt hat (Länge 13 cm, Breite etwa über 2 mm).

Von den hier interessierenden Befunden sei erwähnt:

Zu Nr. 1: Die oberseitigen Epidermiszellen sind von rechteckigem Umriss, im obersten Teile des Blattes aber oft relativ kurz und mit leicht undulierten Seitenrändern. Das Mesophyll besteht unten fast ausschließlich aus den Lakunenscheidewänden, wird oben aber dichter und enthält dort überdies subepidermal palisadenähnliche Zellen.

Zu Nr. 2: Die Lakunen liegen unten in 2 bis höchstens 3 Reihen, weiter oben sind 2 Reihen nur noch neben der Mittelrippe erhalten, seitlich nur eine, und im obersten Teile verbleibt in der ganzen Breite nur noch eine Reihe.

Zu Nr. 3: Die Epidermis verhält sich wie bei Nr. 1, das Mesophyll ähnlich wie bei Nr. 2, jedoch sind höchstens 2 Reihen von Lakunen ausgebildet; das Leitbündelsystem besitzt unten nur wenige Anastomosen, im oberen Teile des Blattes werden diese dagegen wesentlich häufiger.

Milchsaftgänge fehlen der Gattung *Elisma* (Fr. J. Meyer 1935e). Jedoch reichen die obigen Angaben immerhin aus, um Strukturunterschiede von Blattstiel und Spreite anzudeuten.

### C. *Damasonium*.

(Untersucht von Franz X. Mayr.)

Submerse Bandblätter besitzt innerhalb dieser Gattung *Damasonium alisma* Mill. f. *graminifolium* Glück, von welchem zwei gegen 15 cm lange und 3—4 mm breite Blätter (leg. Glück, St. Maral bei Lyon, in 30—40 cm tiefem Wasser, 25. Mai 1904) untersucht wurden.

1. Der Querschnitt: In der unteren Hälfte des Blattes ist der Querschnitt auf der morphologischen Oberseite flach, unterseits stark vorgewölbt, gleicht also demjenigen des Stieles vom Spreitenblatt; im oberen Teil flacht sich das Blatt dagegen spreitenartig ab und ist nur noch unter dem Hauptnerven schwach vorgewölbt.

2. Die Epidermen: Im unteren Teile des Blattes bestehen die Epidermen unterseits aus schmalen, in der Längsrichtung des Blattes gestreckten Zellen mit geraden oder leicht gebogenen Seitenrändern; oberseits sind die Epidermiszellen meist kürzer als unterseits, oft fast quadratisch; Spaltöffnungen wurden nicht beobachtet. Im oberen Teil des Blattes gleichen die Epidermen im allgemeinen denen des unteren Teiles, nur sind oberseits Spaltöffnungen in spärlicher Zahl vorhanden, freilich entweder geschlossen oder überhaupt rudimentär.

3. Das Mesophyll: In der unteren Hälfte des Blattes wird das Mesophyll lediglich aus den einschichtigen Längsscheidewänden, welche zwischen sich zahlreiche große Lakunen haben, und den in bestimmten Abständen aufeinander folgenden Querdiaphragmen gebildet. Eine zusammenhängende subepidermale Mesophyllschicht ist nicht entwickelt, vielmehr treten subepidermale Zellen nur dort auf, wo die äußersten Lakunenscheidewände an die Epidermis anstoßen und ein subepidermaler Milchsaftgang verläuft. Die Zellen der Lakunenscheidewände sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, mehr oder weniger rechteckig, aber an den langen Seitenwänden und teils auch an den kurzen Querwänden durch die Bildung von rundlichen Seitenwandinterzellularen ausgebuchtet (Fig. 6b); die Diaphragmenzellen sind relativ groß, rundlich oder rechteckig, dabei mehr oder weniger isodiametrisch, und sie lassen zwischen sich außer den Eckinterzellularen auch eine größere Menge von Seitenwandinterzellularen frei (Fig. 6a).

Im oberen Teile des Blattes ist das Mesophyll dichter; während unten die Lakunen bis an die Blattränder heranrücken und neben dem



Mittelnerven zu dreien und am Rande zu zweien übereinanderliegen, sind sie oben bereits in einiger Entfernung vom Mittelnerven in einer Reihe angeordnet und fehlen schließlich nahe dem Rande. In der Hauptsache wird freilich auch hier das Mesophyll von den einschichtigen Längsscheidewänden gebildet; jedoch erreichen die Lakunen nicht die gleiche Weite wie im unteren Teile des Blattes. Hier und da treten auch subepidermale Zellen auf, wenn auch im allgemeinen, ohne eine geschlossene subepidermale Schicht zu bilden, so daß die meisten Lakunen — abgesehen von denen, die seitlich vom Mittelnerven liegen — wenigstens an einer Seite unmittelbar an die Epidermis grenzen. Neigung zur Bildung einer zusammenhängenden subepidermalen Schicht besteht namentlich an der Blattoberseite und dort besonders an den äußersten seitlichen

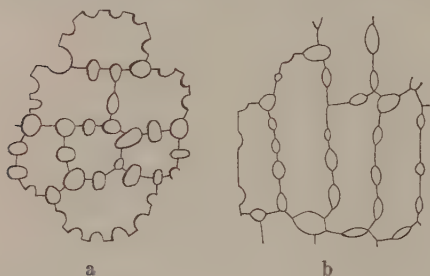


Fig. 6. *Damasonium alisma* f. *graminifolium*. Zellen der Diaphragmen (a) und der Längsscheidewände (b) des lakunösen Mesophylls.

Lakunen. Neben den kleinen Randnerven wird das Mesophyll von zwei Zellschichten gebildet, welche nur relativ enge Interzellularen zwischen sich frei lassen.

4. Die Nervenleitbündel: Im unteren Teile des Blattes ist nur ein einziges ziemlich starkes Leitbündel als Mittelnerv vorhanden, das von einer nicht immer ganz regelmäßigen

Leitbündelscheide umgeben ist; seine Elemente sind relativ weitulmig, aber nur dünnwandig. Oben im Blatt ist außerdem zu beiden Seiten je ein schwächerer Randnerv vorhanden, und zwischen diesem und dem Mittelnerven bestehen Anastomosen in Form schräg ansteigender, größerer oder kleinerer Sekundärnerven. Die Tracheiden der Randnerven sind stärker verdickt als die übrigen.

5. Die Milchsaftegänge: Über die Milchsaftegänge und ihre Verteilung in den verschiedenen Teilen des Blattes wird an anderer Stelle berichtet (Fr. J. Meyer 1935e).

#### D. *Echinodorus*.

Es wurde schon früher von mir gezeigt (Fr. J. Meyer 1932a), daß die Bandblätter von *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. f. *zosterifolius* Fries im unteren Teil (etwa  $\frac{2}{3}$ ) als bandartig verbreiteter Blattstiel und nur im oberen Teil als Blattspreite aufzufassen sind. Unter

Hinweis auf die genannte Arbeit sei nur noch einmal betont, daß die anatomischen Unterschiede der beiden Regionen sich außer in der Querschnittsform in jedem Gewebe erkennen lassen, in der Epidermis, im Mesophyll, in der Nervatur und im Leitbündelbau, in der Verteilung der Milchsaftegänge und in der Ausbildung von Faserbündeln zwischen Blattrand und Randnerven.

### E. *Sagittaria*.

Von der Gattung *Sagittaria* standen verschiedene Arten und Formen zur Verfügung, und zwar:

1. *S. natans* Pallas (aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in München-Nymphenburg);

2. *S. sagittifolia* L. f. *terrestris* Klinge (Jugendblatt und Übergangsformen aus dem Botanischen Garten in Erlangen);

2a) *S. sagittifolia* L. f. *vallisneriifolia* Cosson et Germain (von Glück in Heidelberg in 4 m tiefem Wasser vom 28. März bis 26. Mai 1901 kultiviert bzw. von Fr. X. Mayr im Dechsendorfer Weiher gesammelt);

3. *S. graminea* Michx. var. *Champani* (Mohr) Smith (aus den Gewächshäusern in München-Nymphenburg);

4. *S. platyphylla* (Engelm.) Smith (aus den Gewächshäusern in München-Nymphenburg);

5. *S. subulata* (L.) Buchenau (aus den Gewächshäusern in München-Nymphenburg und selbst gezogenes Material).

#### a) *Sagittaria natans*.

Die untersuchten Blätter hatten eine Länge von etwa 60 cm; ihre Breite betrug unten 3 mm, in der Mitte 6 mm und im obersten Viertel fast 9 mm (abgesehen von der verschmälerten Spitze).

1. Die Epidermen: In der Flächenansicht zeigen die Epidermen im wesentlichen die gleichen Unterschiede zwischen den einzelnen Regionen des Blattes wie bei *S. Eatonii*, aber teilweise in noch stärkerer Ausprägung (Fig. 7a—d); besonders hervorzuheben ist, daß erstens die Zellen im obersten Teile des Blattes unregelmäßige Gestalt mit gebogenen oder welligen (S-förmig gebogenen) Seitenrändern annehmen und daß zweitens gleichzeitig die Längsreihenanzordnung fast ganz oder ganz verschwindet. Im Querschnitt sind die Epidermiszellen unten so hoch wie breit oder etwas höher, oben dagegen breiter.

Die Kutikula zeigt in der Aufsicht dicht gelagerte, feine, körnige Buckelchen, die auch im Querschnitt deutlich hervortreten.

Spaltöffnungen treten nur oberseits auf und zwar erst im letzten Viertel des Blattes. Nach Form und Größe sind diejenigen der äußersten Blattspitze von den übrigen zu unterscheiden: In die Blattspitze treten drei Hauptnerven ein, der Mittelnerv und jederseits ein etwa gleich

starker seitlicher Hauptnerv, und dicht vor der Spitze vereinigen sich diese drei Nerven in der gleichen Weise wie bei anderen Arten. Oberhalb der Vereinigungsstelle liegt eine Apikalöffnung, und zwar als eine etwa 500  $\mu$  lange und 420—560  $\mu$  breite Grube auf der Blattunterseite.

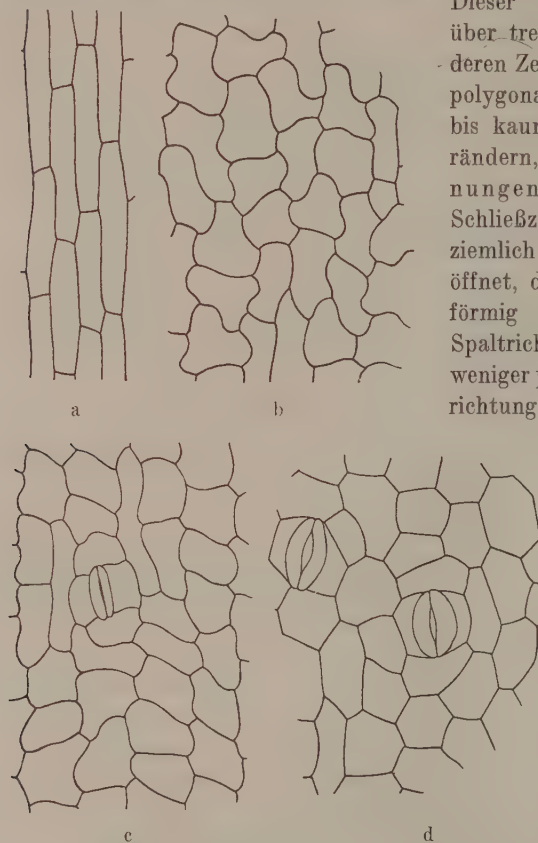


Fig. 7. *S. natans*. Epidermis in der Flächenansicht. a im unteren Teile des Blattes unterseits; b im obersten Teile unterseits; c im obersten Teile oberseits; d oberseits über der Apikalöffnung. Vergr. von a—c 140fach, von d 280fach.

Spalt geschlossen ist, die Nebenzellen sind im allgemeinen etwa rechteckig und die Spaltrichtung parallel zur Blattlängsrichtung.

2. Das Mesophyll: Im Gegensatz zu *S. Eatonii* tritt hier im ganzen Blatt eine fast überall geschlossene subepidermale Mesophyllschicht auf. Im übrigen zeigen sich bezüglich der Anordnung der Lakunen gleiche

Dieser Apikalöffnung gegenüber treten in der Epidermis, deren Zellen hier unregelmäßig polygonal sind mit geraden bis kaum gebogenen Seitenrändern, normale Spaltöffnungen auf (Fig. 7d); die Schließzellen sind 36  $\mu$  lang, ziemlich breit, der Spalt geöffnet, die Nebenzellen sichelförmig bis polygonal; die Spaltrichtung liegt mehr oder weniger parallel zur Blattlängsrichtung; die Anzahl der Spalt-

öffnungsapparate beträgt hier etwa 20 auf 1 qmm. Dagegen etwas weiter unterhalb, also in den Maschen der Nervatur, kommen zerstreut (nur etwa 20 auf 12 qmm) größere anormale Spaltöffnungsapparate vor (Fig. 7c): ihre Länge beträgt 54  $\mu$ , die Schließzellen sind schmal und zusammengedrückt, so daß der

Unterschiede zwischen den unteren und den oberen Abschnitten des Blattes, d. h. Abnahme der Zahl der Lakunen: unten neben dem Mittelnerven drei übereinander, oben zwei, seitlich entsprechend unten zwei, weiter oben eine und schließlich nahe dem Blattrande an Stelle der Lakunen ein drei- bis zweischichtiges Mesophyll mit nur kleinen Interzellularen. Die einschichtigen Längsscheidewände der Lakunen bestehen aus im Längsschnitt rechteckigen Zellen, welche etwa 2—3mal so hoch wie breit sind und lückenlos (im Gegensatz zu *Damasonium*, Fig. 6b) aneinanderliegen. Die Diaphragmen sind einschichtig, und ihre unregelmäßig polygonalen Zellen mit Eck- und Seitenwandinterzellularen gleichen den in Fig. 4 wiedergegebenen Diaphragmenzellen von *S. Eatonii*.

3. Das Leitbündelsystem: Die Anordnung der Leitbündel im Querschnitt, ihr Verlauf und die Anastomosenbildung stimmen im wesentlichen mit den Befunden bei *S. Eatonii* überein: In einem 48 cm langen Blatte enthielt die Hauptreihe unten (d. h. 10 und 20 cm über der Basis) fünf Leitbündel, dann bis 5 cm unter der Spitze sieben und darüber erst fünf, schließlich drei Leitbündel, welche unter der Apikalöffnung zusammenliefen; die peripherischen Leitbündel waren unten (bis zu 20 cm Höhe) auf je ein oberseitiges und ein unterseitiges in der Mediane beschränkt, bei 30 und 35 cm Höhe verliefen unterseits drei und zwar jedes unter einem der drei mittelsten Leitbündel der Hauptreihe, eins oberseits im Mittelnerven, in 40 cm Höhe waren nur noch unterseits zwei vorhanden und zwar eins im Mittelnerven und eins in dem einen ersten seitlichen Primärnerven, 5 cm unter der Spitze nur noch das des Mittelnerven. Anastomosen wurden in allen Regionen festgestellt zwischen den Leitbündeln der Hauptreihe und zwischen den drei mittelsten Leitbündeln der Hauptreihe und den peripherischen, dabei auch Verbindungen zwischen dem mittelsten unterseitigen peripherischen und dem ersten seitlichen der Hauptreihe. Der Bau der Leitbündel zeigt nichts Besonderes; die großen enthalten wieder den charakteristischen Gefäßgang.

4. Die Milchsaftegänge: Über das System der Milchsaftegänge wird an anderer Stelle (Fr. J. Meyer 1935e) berichtet. Hervorzuheben ist hier nur die Abnahme im oberen Teile des Blattes und die Tatsache, daß die zwischen den längs verlaufenden Milchsaftegängen bestehenden Verbindungswege sich zum Teil streckenweise an Leitbündelanastomosen anlegen.

#### b) *Sagittaria sagittifolia*.

(Untersucht von Franz X. Mayr.)

Unter den untersuchten Bandblättern der *Sagittaria sagittifolia* sind einige Formen vorhanden, welche gleichfalls die in Frage kommenden Strukturunterschiede aufweisen:



1. In einem 11 cm langen und 4 mm breiten Bandblatt (5. Primärblatt) von *forma terrestris* (Klinge), welche in nur wenige Zentimeter tiefem Wasser gewachsen war, so daß auch die Primärblätter mit ihrem Hauptteil über das Wasser emporragten, wurde folgendes beobachtet:

Die längeren oder kürzeren Lakunen sind schmal und grenzen häufig beiderseits an die Epidermis; auch im oberen Teile des Blattes sind sie noch ziemlich häufig, nach unten aber nehmen sie an Zahl und auch an Ausdehnung rasch zu. Die subepidermale Mesophyllschicht ist auf der Blattoberseite ebenso wenig wie auf der Blattunterseite als geschlossene Schicht entwickelt. Die Zellen der obersten Schicht sind im unteren und mittleren Teil des Blattes parallel zu den Lakunen gestreckt; einige Zentimeter unter der Spitze dagegen sind die Zellen quadratisch oder polygonal oder rechteckig mit stets abgerundeten Ecken; die rechteckigen Zellen, welche in der weit überwiegenden Zahl vorhanden sind, sind hier aber senkrecht zur Richtung der Lakunen beträchtlich gestreckt und dabei zu langen Längsreihen (zwischen zwei Lakunen meist 2—3 Reihen) angeordnet. Stellenweise zeigen sich in der Flächenansicht an diesen Zellen bereits seitliche Einkerbungen, welche auf den Übergang zu Armpalisadenzellen hinweisen. Nahe der Spitze nehmen die Zellen die Armpalisadenform mit einem unregelmäßig gestalteten Außenteil und zwei oder drei nach innen gerichteten Armen an oder häufig setzt sich auf den Außenteil nach innen nur eine palisadenartige Verlängerung an.

Über die Verteilung der Milchsaftgänge in den verschiedenen Teilen des Blattes wird an anderer Stelle berichtet (Fr. J. Meyer 1935e); auch in dieser Beziehung zeigten sich die Unterschiede zwischen dem unteren stielartigen und dem oberen spreitenartigen Teile des Blattes.

1a). Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß in den Übergangsformen zwischen Bandblättern und Spreitenblättern, besonders auch in den schmal spreitigen Blättern entsprechende Unterschiede zwischen den in Frage kommenden Regionen vorliegen.

2. Von der *forma vallisneriifolia* Cosson et Germain wurde ein 97,5 cm langes und 1,4—1,5 cm breites Blatt untersucht. Der Vergleich von vier verschiedenen Regionen (17, 55 bzw. 77 cm von unten und 9 cm unter der Spitze bis zu dieser selbst) ergab folgendes:

Die oberseitige Epidermis besteht im untersten Fünftel des Blattes aus rechteckigen Zellen von mittlerer Größe, welche meist 2 bis 3mal so lang wie breit, viel seltener quadratisch sind und gerade oder leicht gebogene Seitenränder besitzen, dabei in regelmäßigen Längsreihen angeordnet sind. Nach oben zu werden die Zellen allmählich kürzer, die

Seitenränder bald mehr und mehr gebogen und die Längsreihenanordnung langsam weniger regelmäßig. Im obersten Viertel des Blattes sind die Zellen zum Teil isodiametrisch, zum Teil breiter als lang oder auch etwas länger als breit, die Seitenränder dabei gebogen bis wellig. Die unterseitige Epidermis ist nur dadurch von der oberseitigen unterschieden, daß die Zellen im untersten Teile des Blattes ein klein wenig länger und schmaler sind; die Gegensätze zwischen den einzelnen Regionen sind also noch etwas schärfer als oberseits. Spaltöffnungen fehlen am Blatte in allen Teilen beiderseits, auch unmittelbar unter der Spitze und an den Rändern des obersten Teiles.

Das Mesophyll besteht in der Hauptsache aus den einschichtigen Längsscheidewänden der Lakunen. Im spreitenartigen Teile sind diese Lakunen in einer Reihe angeordnet und entsprechend der geringen Blattdicke ziemlich eng; in den Längsscheidewänden liegen im Querschnitt höchstens vier Zellen zwischen den beiden Epidermen; nur in der Umgebung der größeren Nerven sind auch zwei Lakunen übereinander zu finden, und das System der Längsscheidewände ist entsprechend komplizierter, die Scheidewände selbst aber auch hier einschichtig. Im unteren Teile nimmt die Dicke des Blattes zu, so daß die Zahl der Lakunen wesentlich steigt und die Lakunen zu dreien oder mehr, im untersten Teil neben dem Mittelnerven sogar bis zu sechs übereinander liegen.

Am Blattrande, zwischen diesem und dem Randnerven, ist das Mesophyll dicht und füllt mit 2—4 Zellschichten den ganzen Raum zwischen der oberseitigen und der unterseitigen Epidermis aus. Diese nicht-lakunöse Zone nimmt im obersten Teile des Blattes den breitesten Raum ein, nach unten zu wird sie allmählich immer schmaler. Eine ähnliche Gewebeanreicherung findet sich im obersten Teile des Blattes auch in der Umgebung der großen Leitbündel; abgesehen von diesen Zellen ist aber nur selten eine subepidermale Zellschicht vorhanden und zwar oberseits kaum häufiger als unterseits.

Weitere Unterschiede zwischen dem stielartigen und dem spreitenartigen Abschnitt des Blattes zeigen sich, wenn auch zum Teil weniger deutlich, im Bau der Leitbündel, welche unten Gefäßgänge enthalten, in der Verdickung der Sklerenchymfasern, welche unten stärker sind, und in der unten beträchtlich deutlicheren Rippenbildung; auf die verschiedenartige Verteilung und Weite der Milchsaftgänge wurde bereits an anderer Stelle (Fr. J. Meyer 1935e) hingewiesen.

2a). Analoge Verhältnisse wurden auch bei einem Blatt der *forma vallisneriifolia* gefunden, welches bei einer Länge von 21 cm und einer Breite von 8 mm als letztes vor dem Auftreten der Schwimmblattform

die Bandblattform aufwies (gewachsen im Dechsendorfer Weiher in 23 cm tiefem Wasser). Abweichungen von dem unter 2 beschriebenen Blatte zeigten sich freilich überdies bezüglich des Auftretens von Spaltöffnungen und des dichter Bau des Mesophylls im oberen Teil.

Weiterhin sei noch daraufhin gewiesen, daß Fr. Mayr (1914) bereits Unterschiede in der Verteilung und der Größe der Hydropoten erwähnt: Einerseits gibt er an, daß in einem 10 cm langen und 1,6 cm breiten Bandblatt die Zahl der Hydropoten von unten nach oben abnimmt (a. a. O. S. 14), und andererseits, daß auch die Breite der Hydropoten im basalen Blattabschnitt größer ist als oben (a. a. O. S. 19).

### c) *Sagittaria graminea* var. *Chapmani*.

Das untersuchte Blatt war über 20 cm lang (die Blattscheide fehlte), am Grunde 15 mm breit und an der breitesten Stelle, d. h. 6—13 cm unter der Spitze 18 mm breit.

1. Die Epidermen: Die Unterschiede zwischen den einzelnen Teilen des Blattes sind nicht so stark ausgeprägt wie bei *Sagittaria natans*; im untersten untersuchten Abschnitt sind die Epidermiszellen bereits beiderseits ziemlich kurz, höchstens doppelt so lang wie breit, teils polygonal mit geraden bis gebogenen Seitenrändern; weiter oben werden die Zellen kürzer, zuletzt mehr oder weniger isodiametrisch, teils auch etwas quergestreckt, mit gebogenen bis S-förmigen Seitenrändern. Im Querschnitt sind sie überall breiter als hoch.

Spaltöffnungen wurden am ganzen Blatt gefunden. Ihre Zahl nimmt von unten nach oben zu: nahe der Spitze liegen oberseits etwa 2 auf 1 mm<sup>2</sup>, unterseits etwa halb so viel, in der Mitte 6 auf 10 mm<sup>2</sup> und im unteren Teile des Blattes sind sie beiderseits noch etwas spärlicher. Alle Spaltöffnungen sind geschlossen; offene Spaltöffnungen an der äußersten Spitze oberseits wurden nicht beobachtet; dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die drei mittelsten Hauptnerven fast unmittelbar an die Spitze heranreichen und somit der entsprechende Raum (vgl. *S. natans*, S. 404) fehlt.

Über die Verteilung der Hydropoten wurde von mir schon an anderer Stelle (Fr. J. Meyer 1935b) berichtet in Übereinstimmung mit den etwas weniger ins Einzelne gehenden Angaben von Fr. X. Mayr (1914, S. 15).

2. Das Mesophyll: Im unteren Teile des Blattes liegen in der Mitte 2—3 Lakunen übereinander, während gegen die Ränder zu nur eine Schicht von Lakunen vorhanden ist; bereits 13 cm unter der Spitze finden sich nur noch in der weiteren Umgebung des Mittelnerven und

der beiden benachbarten Nerven 1. Ordnung 2 Lakunen übereinander, dazwischen bereits nur eine Schicht und ebenso außerhalb der ersten seitlichen Nerven 1. Ordnung; 6 cm unter der Spitze ist die Doppelreihe nur noch unmittelbar am Mittelnerven erhalten, und an den Rändern ist an Stelle der Lakunen ein mehrschichtiges Mesophyll getreten. Subepidermal ist im ganzen Blatt eine geschlossene Mesophyllschicht entwickelt, die unter den Spaltöffnungen unterbrochen, stellenweis aber auch verdoppelt ist und an diesen Stellen dann kleine längsverlaufende Leitbündel einschließt. Die Längsscheidewände der Lakunen bestehen aus einer Schicht schwach gestreckter Zellen ohne Interzellularen, die einschichtigen Diaphragmen aus unregelmäßig polygonalen, isodiametrischen oder gestreckten Zellen mit ziemlich weiten Eck- und Seitenwandinterzellularen.

3. Das Leitbündelsystem: Im Innern des Mesophylls verlaufen im unteren Teile des Blattes als Hauptreihe 11 Leitbündel (einschließlich der Randleitbündel), peripher unterseits 14 normal gelagerte, oberseits 12 inverse, teils auch reduzierte Leitbündel, und zwar ist jederseits eins dem mittelsten Hauptleitbündel vorgelagert, die übrigen sind dagegen zum Teil keinem inneren Leitbündel zugeordnet, einige verlaufen sogar im Mesophyll vor den Lakunen (s. oben); dazu kommen hier noch vereinzelte reduzierte Leitbündel mit Sklerenchymfasern im Innern, namentlich in der Umgebung des Mittelnerven. Die Leitbündel der Hauptreihe werden auf der Siebteilseite von einem stärkeren, auf der Tracheenteilseite von einem schwächeren Sklerenchymfaserbelag begleitet, die peripherischen im allgemeinen außen von einem starken, mehr oder weniger umfassenden Faserbelag bedeckt. Nach oben zu nimmt die Zahl der Leitbündel ab: es finden sich 13 cm unter der Spitze in der Hauptreihe 9, unterseits 7 und oberseits 5 peripherische Leitbündel, 6 cm unter der Spitze in der Hauptreihe 7, unterseits und oberseits je 3 peripherische Leitbündel; zu den inversen oberseitigen kommt aber noch eine größere Zahl von normal gelagerten Leitbündeln, welche das Anastomosennetz dieser Region bilden und in die peripherische Lage gerückt sind, weil im Innern nur noch eine Schicht von Lakunen vorhanden ist. Nahe der Spitze wird schließlich die Zahl der Leitbündel der Hauptreihe zuerst auf 5, dann auf 3 reduziert. Auffällig ist, daß im oberen Drittel des Blattes die Anastomosenableitbündel sehr schräg aufwärts von einem Primärnerven zum nächst äußeren verlaufen, so daß hier der Unterschied in der Nervatur zwischen dem unteren blattstielartigen und dem oberen spreitenartigen Teil des Bandblattes noch stärker ausgeprägt ist als in dem von mir untersuchten Bandblatt von *Sagittaria sagittifolia* (vgl. Fr. J. Meyer 1935a, Fig. 16).



4. Die Milchsaftegänge: Frühere Untersuchungen (Fr. J. Meyer 1935e) bestätigen die Abnahme der Milchsaftegänge vom unteren zum oberen Teile des Blattes.

**d) *Sagittaria platyphylla*.**

Das untersuchte Blatt hatte eine Länge von 22 cm und eine Breite von 9 mm im basalen Teile bzw. 15 mm an der breitesten Stelle der oberen Hälfte.

1. Die Epidermen: Die Zellen beider Epidermen sind im unteren Teile des Blattes auf langen Strecken zu Längsreihen angeordnet und zeigen in der Flächenansicht rechteckige Form oder besitzen schräge Endwände: das Streckungsverhältnis beträgt oberseits im allgemeinen 2:1 bis 4:1 (nur selten 8:1), unterseits im allgemeinen 4:1 bis 8:1. Im Querschnitt sind die Zellen mindestens so breit wie hoch oder auch breiter. In der Mitte des Blattes ist die Längsreihenordnung noch erhalten, die Zellen sind aber kürzer und zwar beiderseits isodiametrisch bis kaum gestreckt (bis doppelt so lang wie breit), rechteckig oder polygonal; die Seitenränder sind hier wie im unteren Teile gerade bis schwach gebogen. Die Breite der Zellen ist von hier bis zur Blattspitze ganz allgemein größer als die Höhe. An der Spitze des Blattes ist die Längsreihenordnung vielfach gestört: die Zellen sind meist isodiametrisch polygonal oder auch (besonders unterseits) schwach gestreckt, die Seitenränder dabei meist schwach gebogen oder wellig.

Spaltöffnungen treten namentlich an der Spitze in größerer Zahl auf und zwar oberseits 30—40 auf 1 qmm, unterseits höchstens 30: gegen die Blattmitte zu (11 cm unter der Spitze) nehmen die Zahlen rasch ab bis zu 4 oberseits und 2 unterseits; in der unteren Blatthälfte fehlen die Spaltöffnungen. Die Schließzellen zeigen überall die gleiche Form und Größe (Länge 50  $\mu$ ), die Nebenzellen sind an der Blattspitze schmal sichelförmig, in der Blattmitte breiter als die Schließzellen. Alle Spaltöffnungen sind geschlossen, indem die Bauchwände und die Vorhof- und die Hinterhofleisten zusammengepreßt sind.

An der Blattspitze liegt unterseits eine grubenförmige Apikalöffnung von 350  $\mu$  Länge und 350  $\mu$  größter Breite.

Die Verteilung der Hydropoten, die bisher noch nicht untersucht worden war, zeigt ähnliche Verhältnisse wie bei den übrigen Arten; das untersuchte Blatt besaß 2 Randhydropoten, welche von der Basis bis an die Apikalöffnung durchliefen, und außerdem in Begleitung der Nerven noch einige lange Hydropoten, welche zunächst ununterbrochen blieben, weiter oben gegen ihr Ende aber in Einzelstücke von verschie-

dener Länge aufgelöst waren. Unterseits betrug die Zahl dieser langen Hydropoten zunächst 9 (bis etwa 2 cm über der Basis), dann bis zur Blattmitte 12, etwa 15 cm über der Basis noch 7 mit Unterbrechungen, dann 5, und 20 cm über der Basis war nur noch die mittelste Hydropote über dem Mittelnerven übrig, die schließlich 5 mm unter der Spitze auch endigte; oberseits waren zu unterst 5 mit Unterbrechungen, 3 cm über der Basis nur noch 3 Hydropoten vorhanden, und auch diese lösten sich hier bereits in ihre kurzen Endstücke auf, so daß im mittleren Drittel die Oberseite frei von Hydropoten war. Die Zellen der Hydropoten sind kurz und schmal, etwa doppelt so lang wie breit.

2. Das Mesophyll: An der Basis des Blattes liegen am Mittelnerven 5 Lakunen übereinander, gegen den Blattrand nimmt diese Zahl ab bis auf 2 oder 1; in der Blattmitte sind die Lakunen bereits am Blattrande durch ein zweischichtiges Mesophyll mit weiten Interzellularen ersetzt; nahe der Spitze fehlen die Lakunen gänzlich, und das Mesophyll ist auch am Mittelnerven vierschichtig, am Rande zweischichtig, die größten Interzellularen sind dabei etwa so weit wie eine Mesophyllzelle. Die Längsscheidewände der Lakunen besitzen keine Interzellularen; die Zellen der einschichtigen Diaphragmen sind unregelmäßig polygonal und bilden Eckinterzellularen und dazwischen eine bis mehrere Seitenwandinterzellularen. Subepidermale Mesophyllzellen treten bereits zu unterst beiderseits in einer zusammenhängenden Schicht auf.

3. Das Leitbündelsystem: Der Verlauf der Nerven ist überhaupt einfach. Bis in das oberste Viertel des Blattes hinein verlaufen von der Basis an 9 Nerven (einschließlich der Randnerven), erst nahe der Spitze geht deren Zahl auf 7 und vor der Apikalöffnung auf 5 zurück; ganz unten tritt neben dem Mittelnerven noch beiderseits je ein schwächerer Längsnerv auf. Die Querverbindungen des Anastomosennetzes nehmen im oberen Teil an Zahl zu und liegen hier — nach außen ansteigend — schräger als unten. In den Querschnitten sind außer den makroskopisch bereits als Längsnerven erkennbaren großen Leitbündeln der im Innern liegenden Hauptreihe noch kleine periphere Leitbündel zu finden und zwar zu unterst 10 auf der Unterseite und 6 auf der Oberseite, zum Teil den Leitbündeln der Hauptreihe vorgelagert; nach oben hin nimmt deren Zahl ab, bis zur Blattmitte auf 7 unterseits und 5 oberseits, und dicht vor der Spitze endigt als letztes das dem Mittelnerven unterseits vorgelagerte Leitbündelchen.

Bezüglich des Baues der Leitbündel und ihrer Faserbeläge ist hervorzuheben, daß die Leitbündel der Hauptreihe unten einen Gefäßgang besitzen und die äußeren im Gegensatz zu den mittleren von

einem freilich nur schwachen Sklerenchymfaserbelag — namentlich auf der Siebteilseite — begleitet werden. Bereits in der Blattmitte fehlt der Gefäßgang; die Sklerenchymfaserbeläge sind hier an allen Leitbündeln zu finden und sind stärker als unten. Die peripherischen Leitbündel sind reduziert und werden auf ihrer Außenseite von einem besonders unten starken, auch seitlich umfassenden Sklerenchymfaserbelag begleitet. Die Leitbündel des Anastomosennetzes verlaufen unten in der Ebene der Hauptreihe, im oberen Teil dagegen etwas gegen die oberseitige Epidermis verschoben.

4. Milchsaftegänge fehlen in allen Teilen des Blattes.

#### e) *Sagittaria subulata*.

Die untersuchten Blätter waren typische Bandblätter von 19 cm Länge und  $1\frac{1}{2}$  mm Breite an der Basis, gegen 4 mm Breite in der oberen Hälfte.

1. Die Epidermen: Die Zellen beider Epidermen sind — ausgenommen an der Blattspitze — zu Längsreihen angeordnet, unten (4 cm über der Basis) fast rechteckig (Streckungsverhältnis  $1\frac{1}{2}:1$  bis  $3:1$ ) oder unterseits auch gestreckt-polygonal mit geraden oder gebogenen bis schwach S-förmigen Seitenrändern. Nach oben zu werden sie kürzer, 5 cm vor der Spitze sind sie meist isodiametrisch-polygonal oder auch etwas quergestreckt; ihre Seitenränder sind hier unterseits etwas stärker wellig als oberseits. Nahe der Blattspitze werden die Zellen unregelmäßig-polygonal mit wieder besonders unterseits mehr oder weniger welligen Seitenrändern, so daß die Längsreihenordnung stark gestört wird.

Spaltöffnungen treten zuerst 5 cm unter der Spitze oberseits ganz vereinzelt auf und auch weiter oben sind sie spärlich vertreten: 1 mm vor der Apikalöffnung oberseits 5 auf 1 qmm, unmittelbar vor der Apikalöffnung 13 auf 1 qmm und einige über der Apikalöffnung selbst, während auf der Unterseite nur jederseits eine neben dem Mittelnerven dicht vor der Apikalöffnung gefunden wurde. Die Schließzellen sind sehr schmal und  $45\mu$  lang, die Nebenzellen breit-halbkreisförmig bis rechteckig.

Die unterseits liegende grubenförmige Apikalöffnung ist verhältnismäßig klein, bei einer Breite von  $350\mu$  nur  $210\mu$  lang.

Als Hydropoten wurden nur zwei durchgehende Randhydropoten und unterseits eine lange, fast bis zur Spitze reichende Hydropote am Mittelnerven gefunden, dazu noch im oberen (5nervigen) Teil zwei unterbrochene Hydropoten über den seitlichen Primärnerven.

2. Das Mesophyll: Die Zahl der Lakunen ist an der Basis gering, am Mittelnerven 3 übereinander und 6—8 in der Querrichtung nebeneinander; in der Blattmitte liegen noch 2 Lakunen übereinander in dem

Raum zwischen den drei mittelsten Nerven; 5 cm unter der Spitze findet sich nur noch eine Reihe von Lakunen und zwar jederseits vom Mittelnerven 5, am Mittelnerven selbst noch 2 übereinander. Im übrigen treten zu unterst nur selten subepidermale Mesophyllzellen auf; in der Blattmitte bildet sich gegen die Blattränder zu ein lakunenfreies zweischichtiges Mesophyll und in dem lakunösen Teil am Mittelnerven vielfach eine subepidermale Mesophyllschicht. Die Diaphragmenzellen lassen zwischen sich Eck- und Seitenwandinterzellularen frei.

3. Die Leitbündel: Im unteren Teil wird das Blatt von nur drei Leitbündeln der Hauptreihe und einem unterseitigen reduzierten Leitbündelchen durchzogen, etwa 12 cm vor der Spitze vermehrt sich die Zahl der Hauptleitbündel durch Gabelung auf 5; gleichzeitig folgen die in allen Teilen des Blattes mehr oder weniger quer gerichteten Anastomosen dichter aufeinander. Die Leitbündel der Hauptreihe besitzen in fast dem ganzen Blatt einen Gefäßgang, aber keinen Sklerenchymbelag, während das unterseitige periphere Leitbündel außen von Sklerenchym begleitet wird.

4. Die Milchsaftgänge nehmen von unten nach oben an Zahl und an Weite ab (vgl. Fr. J. Meyer 1935e).

#### F. Rautanenia.

Das von mir früher (Fr. J. Meyer 1932c) untersuchte Blatt von *Rautanenia Schinzii* Buchenau stellte eine Übergangsform zum schmalblättrigen Typus dar. Die Breite dieses Blattes ging von 4 mm an der Basis auf 1½ mm im stielartigen Teil zurück und in dem spreitenartigen Teil an der breitesten Stelle wieder bis auf 4 mm hinauf; da das Blatt insgesamt 31 cm lang war, erinnerte seine Gestalt trotz der Breiten-schwankungen sehr an typische Bandblätter etwa wie bei *Sagittaria subulata*. Im Gegensatz zu den Blättern von *Sagittaria subulata* konnte aber besonders durch die Epidermen gezeigt werden, daß die Blätter der *Rautanenia* aufrechte, mit dem oberen Teil aus dem Wasser herausragende „Luftblätter“ sind. Demgemäß drückte sich die Differenzierung in Stiel und Spreite in allen Geweben besonders deutlich aus; die Hauptmerkmale sind:

1. die wechselnde Querschnittsform,
2. die verschiedene Form der Epidermiszellen und die Verteilung des Chlorophylls in ihnen,
3. die Struktur der Spaltöffnungsapparate,
4. die lakunöse Struktur der unteren und mittleren Teile und das homogene schwammparenchymatische Mesophyll des oberen Teiles,



5. der Bau des Leitbündelsystemes, und zwar einerseits die verschiedene Anordnung im Querschnittsbilde, andererseits das Fehlen bzw. Vorkommen von Anastomosen,

6. das Vorkommen von Milchsaftgängen im Stiel und das Fehlen derselben in der Spreite,

7. die Unterschiede im Auftreten von Oxalatkristallen.

### G. Wiesneria.

Ähnlich wie bei *Rautanenia* sind auch die Blätter der *Wiesneria*-Arten, welche mir zur Untersuchung zur Verfügung stehen, Übergänge zum Spreitenblatt, wenn auch die äußere Differenzierung vielleicht noch schwächer ist. Im gepreßten Zustande hatte das beste Blatt von *Wiesneria Schweinfurthii* Hook. f. bei einer Länge von 37 cm eine Breite von  $6\frac{1}{2}$  mm unten, 2 mm in der Mitte und 11 mm in 30 cm Höhe, erschien also recht bandblattähnlich. Die anatomische Untersuchung zeigte aber, daß es sich um ein innerlich stark differenziertes, aufrechtes Spreitenblatt und zwar ein „Luftblatt“ handelte. Bezüglich der Einzelheiten kann ich auf meine Behandlung der *Wiesneria* an anderer Stelle (Fr. J. Meyer 1935d) verweisen, da *Wiesneria* wie *Rautanenia* durch ihre stärkere innere Differenzierung nur den Übergang von der Bandblattstruktur zur Luftblattstruktur vermittelt und dadurch mit dazu beiträgt, die typischen Bandblattstrukturen zu verstehen.

### III. Gesamtrückblick.

Blicken wir nun noch einmal auf die gesamten Befunde an Bandblättern und Übergangsformen zurück, so zeigt sich, daß alles das, was der Vergleich von *Sagittaria Eatonii* mit Spreitenblättern ergab, in gleicher Weise auch für die übrigen Bandblätter gilt. Und somit kommen wir zu dem Ergebnis:

1. Die anatomischen Strukturen deuten bei den typischen Bandblättern der Alismataceen, welche äußerlich in allen Teilen gleichförmig erscheinen wie z. B. bei *Sagittaria Eatonii*, bereits eine innere Differenzierung in Blattstiel und Blattspreite an, und
2. diejenigen Blätter, welche als erste Übergangsformen zu Spreitenblättern anzusprechen sind wie z. B. bei *Rautanenia Schinzii*, zeigen die gleichen anatomischen Differenzierungen in erhöhtem Maße.
3. Die Auffassung Goebels, daß es sich bei den Bandblättern nicht um Phyllodien handle, wird also durch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen gestützt; andererseits aber zeigen die anatomischen Befunde, daß die Angabe Goebels, bei den Bandblättern habe eine Differenzierung in Blattstiel und Spreite noch gar nicht stattgefunden,

nicht zutrifft für die innere Struktur; diese weist vielmehr in allen Fällen eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Differenzierung in einen stielartigen und einen spreitenartigen Teil des Bandblattes auf.

Zum Schluß sei noch hervorgehoben, daß eine gewisse Parallelität der morphologischen und der anatomischen Weiterentwicklung vorliegt, daß aber die Weiterentwicklung sich nicht immer im Gleichschritt vollzieht, sondern daß die anatomische Entwicklung — vor allem bezüglich der Spaltöffnungsapparate und des Leitungssystemes — unter bestimmten Bedingungen der morphologischen Differenzierung voraus-eilen kann (vgl. hierzu auch Fr. J. Meyer 1935a).

### Literaturverzeichnis.

- Fontell, C. W., Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues der Potamogeton-Arten. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar **51**, Abt. A, Nr. 14, 1909.
- Goebel, K. v., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. **38**, 1880.
- — Pflanzenbiologische Schilderungen **2**, 2. Lief. Marburg 1893.
- — Organographie der Pflanzen **1**, 2. Aufl. Jena 1913.
- Mayr, Fr. X., Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. Diss. Erlangen 1914 (auch Beih. z. Bot. Zbl. 1915).
- Meyer, Fr. J., Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. I. Die Blattanatomie von *Echinodorus*. Beih. z. Bot. Zbl. **49**, Abt. 1, 1932 (a).
- — Anatomie und systematische Stellung der *Burnatia enneandra* Micheli. Ebenda, **49**, Erg.-Bd. (Drude-Festschrift) 1932 (b).
- — Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. II. Die Blattanatomie von *Rautanenia Schinzii* Buchenau. Ebenda, **50**, 1932 (c).
- — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Typhaceen (Gattung *Typha*). Ebenda **51**, Abt. 1, 1933 (a).
- — Die Diaphragmen in den Blättern der *Pandanales*. Planta **20**, 1933 (b).
- — Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. III. u. IV. Die Blattanatomie von *Lophotocarpus* und *Limnophyton*. Beih. z. Bot. Zbl. **52**, Abt. B, 1934.
- — Untersuchungen an den Leitbündelsystemen der Alismataceenblätter als Beitrag zur Kenntnis der Bedingtheit und der Leistungen der Leitbündelverbindungen. Planta **23**, 1935 (a).
- — Zur Frage der Funktion der Hydropoten. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **53**, 1935 (b).
- — Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. V. Die Gattungen *Damasonium* und *Alisma* im Lichte der Anatomie. Beih. z. Bot. Zbl. **54**, Abt. A, 1935 (c).
- — Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. VI. Die Blattanatomie von *Wiesneria*. Beih. z. Bot. Zbl. **54**, Abt. A, 1935 (d).
- — Die systematische Bedeutung der Milchsaftgänge der Alismataceen. Englers Bot. Jahrb., erscheint demnächst, 1935 (e).
- Solereider, H. und Meyer, Fr. J., Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Heft 1, Teil 1. Berlin 1933.

# Über den Restitutionsvorgang bei der seimonastischen Erregung.

Von **Erwin Bünning**, Jena.

Mit 1 Abbildung im Text.

---

Frühere Versuche (1931) an *Berberis*-Staubfäden hatten gezeigt, daß zwar das absolute Refraktärstadium, also die unmittelbar auf den Reiz folgende Zeitspanne völlig fehlender Reaktionsfähigkeit eine beträchtliche Temperaturabhängigkeit besitzt, nicht aber das Gesamtrefraktärstadium, also die (längere) Zeit, die verstreicht, bis auch das Stadium verringerter Erregbarkeit überwunden ist. Aus der fehlenden bzw. geringen Temperaturabhängigkeit des Gesamtrefraktärstadiums schien zu folgen, daß der Restitutionsprozeß, d. h. der Vorgang, der die Erregbarkeit wiederherstellt, nicht chemischer, sondern physikalischer Natur ist, also etwa in einem Adsorptions- oder Diffusionsvorgang besteht. Nun konnte ich jedoch durch neuere Versuche (1934) nachweisen, daß am Restitutionsvorgang chemische Reaktionen, vor allem wohl Atmungsvorgänge beteiligt sind. Um diesen scheinbaren Widerspruch aufzuklären, braucht prinzipiell nur darauf hingewiesen zu werden, daß zahlreiche biologische Prozesse, an denen chemische Reaktionen beteiligt sind, nur eine geringe Temperaturabhängigkeit besitzen, und zwar darum, weil nicht wie sonst bei chemischen Reaktionen diese selber, sondern andere, nämlich physikalische Vorgänge, wie z. B. die Zuleitung der reagierenden Stoffe und der Forttransport der Reaktionsprodukte, die Reaktionsgeschwindigkeit bestimmen.

Um den Nachweis zu führen, daß es sich beim Restitutionsvorgang der Seimonastie prinzipiell ebenso verhält wie in den eben genannten Fällen, ging ich von der bekannten Erscheinung aus, daß der Temperaturkoeffizient der Atmung und Gärung nicht bei allen Temperaturen gleich hoch ist, sondern in der Regel bei hohen Temperaturen einen niedrigeren Wert besitzt als bei niedrigen. Eine Abnahme der  $Q_5$ -Werte von 1,6 bis

1.8 für niedrige Temperaturen, bis zu 1.1 für hohe Temperaturen ist nicht selten beobachtet worden (vgl. die Literaturhinweise bei Wassink 1934). Zur Erklärung dieser verschiedenen Temperaturkoeffizienten kann auf die Arbeiten Croziers und seiner Schule verwiesen werden (z. B. Crozier 1925 und 1926, Stier 1933, French, Kohn und Tang 1934): Offenbar begrenzt bei hoher Temperatur ein anderer Teilvorgang die Geschwindigkeit der untersuchten Reaktion als bei niedriger Temperatur, so daß bei einer bestimmten „kritischen Temperatur“ (die meist zwischen 10 und 15° C liegt), ein Sprung in der Kurve der Temperaturkoeffizienten auftreten muß. Wassink zieht aus seinen Atmungsversuchen an *Phycomyces*, bei denen sich eine Senkung der  $Q_5$ -Werte von ca. 1.75 (für den Temperaturbereich zwischen 10 und 15°) auf ca. 1.15 (für den Temperaturbereich zwischen 25 und 30°) zeigte, den Schluß, daß unterhalb 15° der eigentliche Atmungsvorgang, also die chemische Reaktion, oberhalb 25° aber die Nährstoffzufuhr begrenzender Faktor ist.

Ich vermutete nun auf Grund der bei der Seimonastie festgestellten Zusammenhänge zwischen Atmung und Restitution, daß für die Temperaturabhängigkeit des Restitutionsvorganges dieselben Regeln gelten wie für die Atmung, d. h., daß bei niedriger Temperatur, die sich schon der zur Kältestarre führenden nähert, eine starke Temperaturabhängigkeit des Restitutionsprozesses und damit des Gesamtrefraktärstadiums besteht. Für diese Versuche eigneten sich nicht alle zur Verfügung stehenden Pflanzen gleich gut; und zwar darum nicht, weil — aus einem noch zu erörternden Grunde — schon wenig unterhalb der kritischen Temperatur, also beim Übergang in den Bereich, in dem eine starke Temperaturabhängigkeit des Refraktärstadiums zu erwarten ist, sehr bald die Kältestarre eintritt. Gute Erfolge erzielte ich mit *Berberis vulgaris*, sofern junge Blüten benutzt wurden, die sich während der letzten Stunden vor Versuchsbeginn unter günstigen Außenbedingungen befunden hatten. Längerer Aufenthalt im Zimmer oder in zu feuchter Luft begünstigte später (während des eigentlichen Versuchs) das Eintreten der Kältestarre. Aus diesen Gründen war ich noch mehr als bei den älteren Versuchen auf eine sorgfältige Auswahl des Versuchsmaterials bedacht. Auch mit anderen *Berberis*-Arten sowie mit *Sparmannia* und mit *Mimosa* wurden einige Versuche vorgenommen. Hinsichtlich der Methodik verweise ich auf die Angaben in den älteren Arbeiten; gereizt wurde zu meist mit einer Glasnadel, seltener durch Induktionsschläge.

Die Resultate entsprachen durchaus den Erwartungen: Bei *Berberis* konnte für den Temperaturbereich von 13–30° die früher mitgeteilte Beziehung zwischen der Temperatur und der Dauer des Refraktärstadiums



bestätigt werden. Ist die Temperatur noch niedriger, so nimmt die Dauer des Refraktärstadiums erheblich zu (Fig. 1). Das Refraktärstadium ist bei den niedrigen Temperaturen so langdauernd, daß man zunächst meint, die Objekte seien schon kältestarr; jedoch wird die Kältestarre in der Regel erst unterhalb  $9^{\circ}$  erreicht; bei sonst günstigen Außenbedingungen bleiben die Staubgefäße sogar nach mehrstündigem Aufenthalt im  $4-5^{\circ}$  warmen Raum noch mehrere Stunden etwas reizbar, scheinen aber bei so niedrigen Temperaturen nach einer Reaktion überhaupt nicht wieder reizbar zu werden.

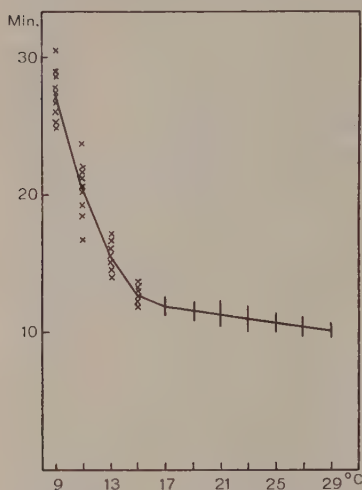


Fig. 1. Temperaturabhängigkeit des Gesamtrefraktärstadiums von *Berberis vulgaris*. Abszisse: Temperatur; Ordinate: Dauer des Refraktärstadiums. Bei den Temperaturen unterhalb  $16^{\circ}$  sind alle gefundenen Einzelwerte eingetragen, während bei den höheren Temperaturen nur die Extremwerte durch einen senkrechten Strich miteinander verbunden wurden.

Die Geschwindigkeit der Restitutionsvorgänge entspricht natürlich den reziproken Werten der Refraktärstadien. Für die Temperaturabhängigkeit der Geschwindigkeit des Restitutionsvorganges ergeben sich dann folgende  $Q_2$ -Werte:

$Q \frac{11^{\circ}}{9^{\circ}}$	$Q \frac{13^{\circ}}{11^{\circ}}$	$Q \frac{15^{\circ}}{13^{\circ}}$	$Q \frac{17^{\circ}}{15^{\circ}}$	$Q \frac{19^{\circ}}{17^{\circ}} - Q \frac{29^{\circ}}{27^{\circ}}$
1,35	1,34	1,15	1,08	1,03

Ganz ähnlich verhalten sich auch die Staubgefäße von *Sparmannia*: Bei  $15^{\circ}$  beträgt das Gesamtrefraktärstadium 12–16 Minuten, verringert sich bei hoher Temperatur ( $25-30^{\circ}$ ) nur auf 8–10 Minuten, steigt aber bei Temperaturen unterhalb  $15^{\circ}$  erheblich an, so daß es bei  $12-13^{\circ}$  bereits  $\frac{1}{2}$  Stunde beträgt.

Durch diese Beobachtungen wird uns auch die Kältestarre verständlich. Schon früher (1929) habe ich auf die bemerkenswerte Tatsache hingewiesen, daß die Reizschwelle bei *Berberis* und anderen seimonastisch reizbaren Pflanzen nach der Abkühlung auf eine unterhalb  $10-15^{\circ}$  ge-

legene Temperatur ziemlich plötzlich stark zunimmt und daß hierin der Grund für den Eintritt der Kältestarre liegt. Nun wissen wir, daß für die Erhaltung der Reizbarkeit im Prinzip gleiche Vorgänge, also u. a. auch Atmungsprozesse wichtig sind, wie für deren Wiederherstellung nach einem Reiz (Bünning 1934); daher ist auch für die Erhaltungsprozesse eine Änderung der Temperaturkoeffizienten zwischen 10 und 15° zu erwarten, d. h. bei einer Abkühlung werden die Erhaltungsprozesse vermutlich erst dann wesentlich gehemmt, wenn die Temperatur unter 10—15° sinkt. Langsamer verlaufende Erhaltungsprozesse bedingen aber, wie frühere Versuche über eine Verzögerung der Erhaltungsprozesse durch Sauerstoffentzug zeigten, daß schon das ungereizte Organ, ähnlich wie das gereizte im Refraktärstadium, seine Erregbarkeit verringert oder sogar ganz unempfindlich wird.

Um die Berechtigung dieser Auffassung nachzuweisen, erwähne ich noch einige Versuche an *Mimosa pudica*; hier wurde sowohl die Temperaturabhängigkeit des Restitutionsprozesses als auch die des Erhaltungsprozesses bestimmt. Die Temperaturabhängigkeit des Erhaltungsprozesses ermittelte ich aus der Temperaturabhängigkeit der Erregbarkeit (die ja um so höher ist, je intensiver der Erhaltungsprozeß abläuft), dabei wurde als Maßstab für die Erregbarkeit die Reaktionsstärke gewählt; bei sonst gleich bleibenden Außenbedingungen ist das, wie frühere Versuche zeigen, zulässig. Die Temperaturabhängigkeit des Restitutionsvorganges wurde wieder aus der des Refraktärstadiums ermittelt. Untersucht wurde die Bewegungsreaktion der Primärgelenke. Dabei fand ich folgende Krümmungswinkel als Durchschnittswerte aus je 5 Messungen:

Temperatur, C° .....	14	16	18	20	22	24	26	28	30
Bewegungsreaktion (Winkel)	4	8	18	25	34	46	50	60	66

Wallace (1931) hat übrigens eine ganz ähnliche Temperaturabhängigkeit der Reaktionsstärke gefunden.

Aus den mitgeteilten Zahlen ergeben sich folgende  $Q_2$ -Werte für die Temperaturabhängigkeit der Bewegungsreaktion:

$Q_{14}^{16^\circ}$	$Q_{16}^{18^\circ}$	$Q_{18}^{20^\circ}$	$Q_{20}^{22^\circ}$	$Q_{22}^{24^\circ}$	$Q_{24}^{26^\circ}$	$Q_{26}^{28^\circ}$	$Q_{28}^{30^\circ}$
2,0	2,3	1,4	1,4	1,4	1,1	1,2	1,1

Die kritische Temperatur (ca.  $18^{\circ}$ ) liegt hier also höher als bei *Sparmannia* und bei *Berberis*, und damit stimmt auch überein, daß die Kältestarre bei *Mimosa* schon bei  $14$ — $15^{\circ}$  erreicht wird.

In der Tat konnte nun bei *Mimosa* auch für das Refraktärstadium (und damit für den Restitutionsvorgang) eine ähnliche Temperaturabhängigkeit gefunden werden. Zwar ist die Dauer des Gesamtrefraktärstadiums bei weitem nicht so konstant wie bei *Berberis*; aber die folgenden Zahlen lassen deutlich erkennen, daß die kritische Temperatur ebenso wie für den Erhaltungsvorgang bei etwa  $18^{\circ}$  liegt:

Temperatur . . . . .	$15^{\circ}$	$16$ — $17^{\circ}$	$18$ — $20^{\circ}$	$25$ — $30^{\circ}$
Dauer des Gesamtrefraktärstadiums (Minuten)	ca. 1 Std.	$30$ — $50$	$18$ — $26$	$14$ — $22$

Fassen wir die auf den vorstehenden Seiten mitgeteilten Versuche mit den früheren Angaben (hauptsächlich 1929) zusammen, so ergibt sich, daß bei allen untersuchten Objekten sowohl der an der Erregbarkeit gemessene Erhaltungsprozeß als auch der am Gesamtrefraktärstadium gemessene Restitutionsprozeß oberhalb einer (zwar nicht bei allen Objekten, wohl aber bei einem und demselben Objekt für beide Prozesse übereinstimmenden) kritischen Temperatur nur wenig, unterhalb dieser Temperatur aber stark temperaturabhängig ist; dabei bleibt es gleichgültig, ob wir die Erregbarkeit aus der Reaktionsfähigkeit, aus der Reizschwelle oder aus der Größe der Latenzzeit bestimmen.

Der physikalische Prozeß, der oberhalb der kritischen Temperatur die Geschwindigkeit des Restitutionsvorganges begrenzt, wird unter normalen Bedingungen die Zufuhr des Atmungsmaterials, also wohl des Zuckers, zu den Verbrennungsorten sein. Erst im sauerstoffarmen Raum, der ja, wie früher mitgeteilt wurde, eine erhebliche Verlangsamung des Restitutionsvorganges bedingt, wird die Sauerstoffversorgung wichtig. Die Rolle, die hiermit der Zufuhr des Atmungsmaterials zugeschrieben wird, stimmt einmal mit den Erfahrungen über die begrenzenden Faktoren bei der Atmung und Gärung sehr verschiedener Objekte überein (vgl. Wassink 1934; Geiger-Huber 1934), dann aber auch damit, daß die nach der Reizung einsetzende Atmungssteigerung offenbar auf einer durch die Strukturänderung bedingten Förderung der Zuleitung des Atmungsmaterials beruht; eine Ansicht, die wiederum nicht nur die Restitution bei der Seismonastie, sondern auch entsprechende Vorgänge an anderen pflanzlichen und tierischen Objekten am besten erklärt.

Die von Colla während des Refraktärstadiums beobachtete Verringerung der Oxydationskraft (Verringerung der intrazellulären rH-

Werte) könnte die Vermutung nahelegen, daß die Sauerstoffzufuhr schon beim Aufenthalt in gewöhnlicher Luft, also ohne Herabsetzung der Sauerstoffkonzentration in der Umgebung, für die Geschwindigkeit des Restitutionsvorganges wichtig ist. Die Verringerung des rH-Wertes erklärt sich, wie schon früher begründet wurde, durch den starken Sauerstoffverbrauch während der Restitution; die gleiche Erscheinung ist auch für den Nerven bekannt. Man könnte sich nun vorstellen, daß durch diese Verringerung der Sauerstoffkonzentration in der Zelle die Neuzufuhr von Sauerstoff bzw. dessen Freisetzung in der Zelle zum begrenzenden Faktor der Atmungsgeschwindigkeit wird. Jedoch müßte dann erwartet werden, daß die Geschwindigkeit des Restitutionsvorganges dann besonders gering wird, wenn der rH-Wert sein Minimum erreicht. Dem steht aber die Tatsache gegenüber, daß der Restitutionsprozeß sofort nach der Reizung am schnellsten verläuft und dann bis zur Beendigung des Refraktärstadiums immer langsamer wird, während der rH-Wert schon bald nach der Reizung sein Minimum erreicht und sich mit zunehmender Dauer des Refraktärstadiums wieder seinem Normalwert annähert. Die Restitutionsgeschwindigkeit ist also auch nach diesen Beobachtungen anscheinend von der Sauerstoffkonzentration in der Zelle weitgehend unabhängig.

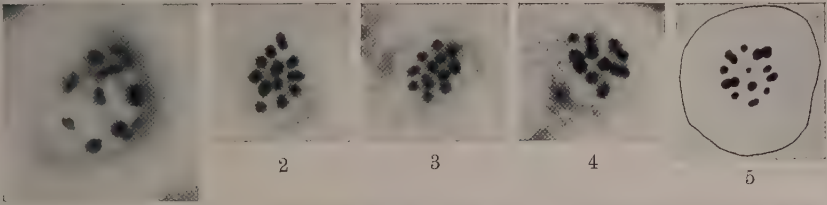
**Zusammenfassung.** Das (Gesamt-)Refraktärstadium der seimonastischen Erregung ist oberhalb einer kritischen Temperatur, die bei *Berberis* und *Sparmannia* zwischen 10 und 15°, bei *Mimosa* bei etwa 18° liegt, nur wenig von der Temperatur abhängig, unterhalb dieser kritischen Temperatur aber sehr stark. Diese Beobachtung läßt sich dadurch erklären, daß unterhalb der kritischen Temperatur die während des Restitutionsprozesses ablaufenden chemischen Reaktionen (Atmungsprozesse) selber die Geschwindigkeit des Restitutionsvorganges begrenzen, bei höherer Temperatur aber die Zuleitung des Atmungsmaterials zu den Orten der Verbrennung. Die gleiche Gesetzmäßigkeit gilt auch für die (schon im ungereizten Objekt ablaufenden und zur Erhaltung der Erregbarkeit notwendigen) Erhaltungsprozesse; eine Tatsache, die die früher vertretene Ansicht stützt, daß der Restitutionsprozeß im wesentlichen nur eine Beschleunigung des Erhaltungsprozesses darstellt.

### Literaturverzeichnis.

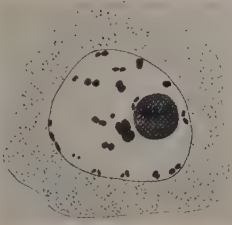
- Bünning, E., Untersuchungen über die Seismoreaktionen von Staubgefäßen und Narben. Z. f. Bot. **21**, 465 (1929).  
 — — Über die Erregungsvorgänge bei seimonastischen Bewegungen. *Planta* **12**, 545 (1931).



- Bünning, E., Sauerstoffbedarf und Wärmebildung seismonastisch reizbarer Organe. Ebenda **23**, 225 (1934).
- Colla, S., Ricerche sul movimento degli stami in alcune Berberidacee. VI. Proto-plasma **21**, 1 (1934).
- Crozier, W. J., On biological oxidations as function of temperature. Journ. gen. Physiol. **7**, 189 (1926).
- — Note on the distribution of critical temperatures for biological processes. Ebenda **9**, 525 (1926).
- French, C. S., Kohn, H. I., and Tang, P. S., Temperature characteristics for the metabolism of Chlorella. II. Journ. gen. Physiol. **18**, 193 (1934).
- Geiger-Huber, M., Über den Einfluß der Konzentration des Atmungsmaterials auf die Atmungsgeschwindigkeit von Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **81**, 1 (1934).
- Stier, T. J. B., The rate of oxygen utilization by yeast as related to temperature. Journ. gen. Physiol. **16**, 815 (1933).
- Wallace, R. H., Studies on the sensitivity of Mimosa pudica. III. Am. Journ. of Bot. **18**, 288 (1931).
- Wassink, E. C., Begrenzende Faktoren bei der Atmung von Phycomyces. Rec. trav. bot. néerl. **31**, 583 (1934).



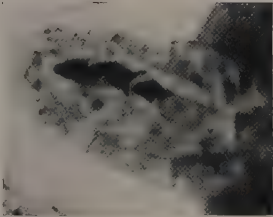
1



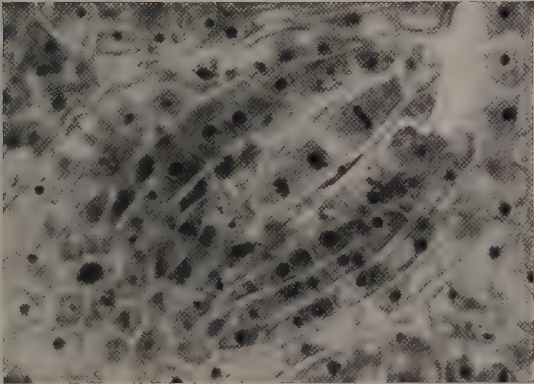
6



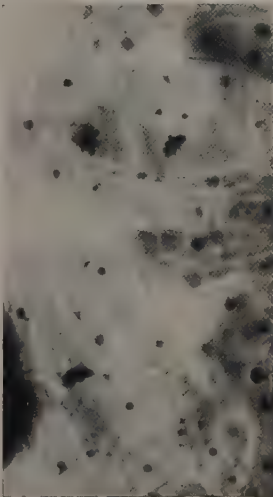
8



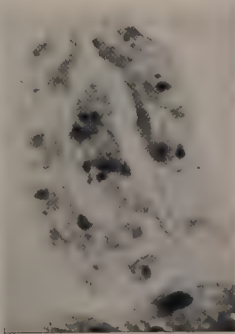
12



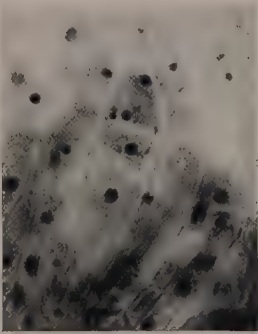
11



10

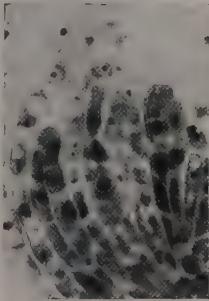


9

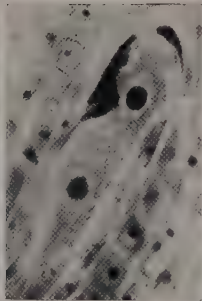


13

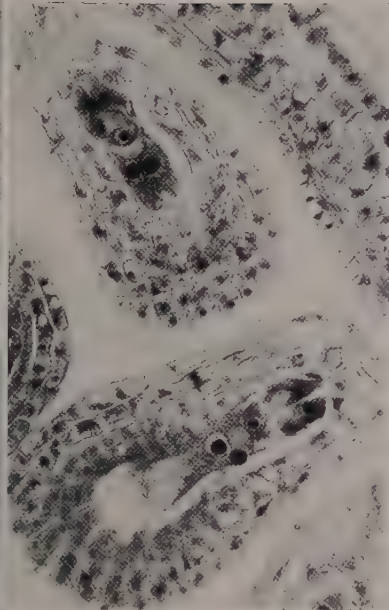




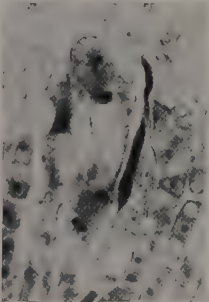
14



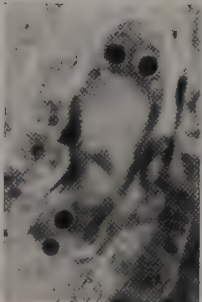
15



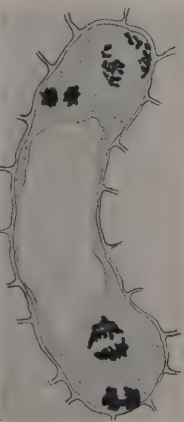
20



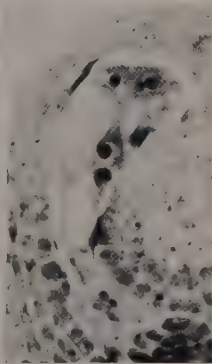
16



17



18



19



21



22





# FLORA

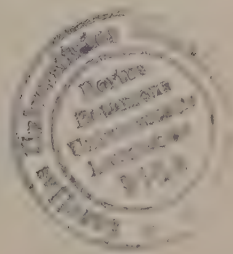
## ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON  
DR. O. RENNER  
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 29. BAND  
DER GANZEN REIHE 129. BAND

MIT 140 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN

582



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1934—1935

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

# Inhaltsverzeichnis.

Seite

BÜNNING, ERWIN, Über die Wirkung der Außenbedingungen auf reifende Samen von <i>Phaseolus multiflorus</i> . Mit 7 Abbildungen im Text	120—139
BÜNNING, ERWIN, Über den Restitutionsvorgang bei der seimonastischen Erregung. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	416—422
FRANCKE, HANS-LOTHAR, Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von <i>Monotropa hypopitys</i> L. Analyse und Synthese der Symbiose. Mit 15 Abbildungen und 2 Diagrammen im Text . .	1—52
FRANZ, HEINRICH, Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums der Membranen. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . .	287—308
GEIGER, HERMANN, Untersuchungen an <i>Selaginella</i> (Makroprothallien, Befruchtung und Apomixis). Mit 10 Abbildungen im Text . .	140—157
GRIESINGER, RUDOLF, Zytologische und experimentelle Untersuchungen an <i>Erophila verna</i> . Mit 8 Abbildungen im Text und 2 Tafeln	363—379
HELM, JOHANNES, Über Baueigentümlichkeiten der Infloreszenzen einiger tropischer Gräser. Mit 17 Abbildungen im Text . . .	53—93
HERBST, WALTER, Über Kreuzungen in der Gattung <i>Hypericum</i> , mit besonderer Berücksichtigung der Buntblättrigkeit. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . .	235—259
HITZER, KÄTHE, Bedingungen der Blütenbildung von <i>Stellaria media</i>	309—335
HUBER, BRUNO, <i>Aster linosyris</i> , ein neuer Typus der Kompaßpflanzen (Gnomonpflanzen). Mit 4 Abbildungen im Text . . . . .	113—119
MEYER, FRITZ JÜRGEN, Über die Anatomie und die morphologische Natur der Bandblätter der Alismataceen. Mit 7 Abbildungen im Text	380—415
RESÜHR, BRUNO, Über den Bau und den Öffnungsmechanismus der Fucusoogonien. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . .	336—346
RUDLOFF, C. F. und STUBBE, H., Mutationsversuche mit <i>Oenothera Hookeri</i> . Mit 14 Abbildungen im Text . . . . .	347—362
TROLL, WILHELM, Grundsätzliches zum Stigmarienproblem. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . .	94—112
UHROVÁ, A., Über die Wechselbeziehungen der Knospen bei <i>Bryophyllum crenatum</i> . Mit 8 Abbildungen im Text . . . . .	260—286
ZIMMERMANN, WALTER, Genetische Untersuchungen an <i>Pulsatilla</i> I—III. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . .	153—234





# Krisenepochen und Wendepunkte des biologischen Denkens

Von

**Prof. Dr. Adolf Meyer**  
Hamburg

Mit 1 Diagramm im Text

VII, 62 S. gr. 8° 1935 Rmk 3.—

Inhalt: 1. Wesentliche Merkmale von Krisenepochen und Wendepunkten der Geistesgeschichte. / 2. Wesen, Krise und Nachleben der antiken Biologie. / 3. Begründung, Wesen und Krise der modernen mechanistischen Biologie und das Nachleben der antiken Biologie in ihr. / 4./5. Die gegenwärtige Krise und Wende des naturwissenschaftlichen Erkenntnisideals. 1) Die Idee des Holismus und das Prinzip der holistischen Kausalität. 2) Das Prinzip der holistischen Ableitung und seine Bedeutung für die definitive Ablösung des Mechanismus-Vitalismusproblems, für den internen logischen Aufbau der theoretischen Biologie und für eine neue Inangriffnahme des Leib-Seele-Problems. / 6. Über Unbestimmtheitsrelationen der naturwissenschaftlichen Erkenntnis im allgemeinen und die biologischen insbesondere: Die Bohrsche Biophysikalische Unbestimmtheitsrelation und das Leib-Seele-Problem als Biopsychische Unbestimmtheitsrelation. Versuch, sie holistisch aufzulösen. / 7. Monismus, Pluralismus und Holismus als universale Erkenntnisssysteme. Die Ablösung der Metaphysik durch die Metabiologie.

Diese Abhandlung ist in gekürzter Form Gegenstand eines Vortrages gewesen, den der Verfasser in der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena gehalten hat. Das lebhafteste Interesse und der nicht minder starke Widerspruch, welche dem Vortrag zuteil geworden sind, berechtigen seine Veröffentlichung, denn nur in sachlicher Auseinandersetzung mit seinen Gegnern kann der vom Verfasser in dieser Schrift vertretene „Holismus“ eine vollendete Gestalt erringen, um das universale Erkenntnisideal einer neuen, biologisch orientierten und fundierten Epoche der Naturforschung zu werden.

Der Holismus ist eine wirkliche Synthese von dem, was am Monismus und Pluralismus richtig ist, und er widerlegt schlagend, was an ihnen falsch und dogmatisch ist. Der Holismus steht auf den Schultern des Vitalismus, geht aber in dem, worauf es schließlich ankommt, ganz wesentlich über ihn hinaus. Der Holismus sagt nicht nur Nein zum Mechanismus, er gibt auch klare Anweisungen zum positiven Aufbau einer neuen antimechanistischen Biologie, er ist mit anderen Worten nicht nur eine Denkkategorie, sondern auch ein Kausalprinzip. Mit der holistischen Kausalität machen wir biologische Erfahrungen, und mit Hilfe der holistischen Ableitung gewinnen wir biologische Erkenntnis. Die Welt wird immer biologischer: Die Metaphysik hat aufgehört, die für alle Wirklichkeitserkenntnis entscheidende philosophische Wissenschaft zu sein; an ihre Stelle tritt fortan die Metabiologie, und man kann getrost behaupten, daß philosophische Systeme, die nicht biologisch gerichtet sind, in Zukunft fehl am Platz sein werden.

Die bis jetzt unter der Vorherrschaft des physikalischen Denkens stehende metaphysische Geistesepoche geht mit allem Glanz eines wunderbaren Sonnenuntergangs zur Neige. Das metabiologische Jahrhundert, das überall im Reiche des Geistes biologisches Denken zum Siege führen wird, hat begonnen!

# Pflanzengeographie

auf physiologischer Grundlage

von

**Dr. A. F. W. Schimper**

weil. o. ö. Professor der Botanik an der Universität Basel

Dritte, neubearbeitete und wesentlich erweiterte Auflage

herausgegeben von

**Dr. F. C. von Faber**

o. ö. Professor der Botanik an der Universität München

Zwei Bände

Mit 614 Abbildungen im Text und auf Tafeln und 3 geogr. Karten

XX, XVI, 1612 S. gr. 8<sup>o</sup> 1935 Rmk 90.—, geb. 97.—

**Frankfurter Zeitung.** 1935, 24. März: . . . Wer die Vegetation der Erde kennen lernen und ihre Eigenarten verstehen will, wird zu diesem musterhaft ausgestatteten Buche greifen, dem sich in deutscher Sprache keines zur Seite stellen läßt.

Schmucker.

**Archiv der Pharmacie.** 1935, Nr. 4: . . . Mit dem auf den gegenwärtigen Stand des Wissens erhobenen neuen Schimper besitzen wir wieder ein modernes Werk über die Vegetation der Erde, das in der Weltliteratur dieses Gebietes an Gehalt des Textes und an Wert der illustrativen Ausstattung die erste Stelle einnimmt. Jeder, der an der Pflanzenwelt und ihrer Gestaltung auf der Erde Anteil nimmt, wird das Buch mit Freude und mit bleibendem Gewinn benutzen.

L. Diels, Berlin-Dahlem.

**Natuurwetenschappelijk Tijdschrift.** Jaarg. 17 (1935), Nr. 2/3: . . . De veranderingen zijn zoo algemeen, zoo diepgaande, dat men feitelijk van een nieuw werk mag spreken, maar een werk dat bij het oorspronkelijke zeker niet ten achter staat. . . In zijn geheel genomen is het een monument van wetenschap, en elke phytogeograaf moet het kennen.

P. van Oye.

**Botan. Zentralblatt.** Bd. 168 (1935), Heft 9/10: . . . Wir sind dem Herausgeber dieser Auflage, die jedenfalls jahrelanges Sammeln und Sichten des Wissensstoffes, sowie eine besondere persönliche Eignung zur Darstellung großer Übersichten erfordert, zu größtem Dank für seine Neubearbeitung verpflichtet, welche fast einer Neuschaffung gleichkommt. Der Hauptzweck, ganz im Sinne Schimpers zu weiteren Untersuchungen auf dem großen Gebiete der Ökologie der Pflanzen anzuregen, ist sicherlich erreicht worden.

Bartsch, Dürren.

**Zeitschrift f. Botanik.** Bd. 28 (1935), Heft 12: . . . In dem neuen „Schimper“ besitzen wir nun wieder „das“ große Handbuch der Pflanzengeographie, das dem Forscher eine zuverlässige Auskunft über den Stand der einzelnen Gebiete vermittelt. . .

Uneingeschränktes Lob verdient die neue Illustrierung mit über 600 äußerst instruktiven und erstklassig reproduzierten Abbildungen, darunter viele bisher nicht veröffentlichte Vegetationsaufnahmen des Verf.s und anderer Pflanzengeographen aus ihren speziellen Arbeitsgebieten. Verf. und Verleger haben uns so einen glänzenden Bilderatlas der Pflanzengeographie geschaffen, dessen Betrachtung allein schon eine Fundgrube pflanzengeographischer Anschauung und Wissens bildet. . .

O. Stocker.

Beilagen: 2 Prospekte vom Verlag Gustav Fischer in Jena, über: Kolkwitz, Pflanzenphysiologie“ (3. Aufl.) und Franz, Der biologische Fortschritt“.